АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVI, ВЫП. 1

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА • 1957

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGICHESKY ZHURNAL

Основан акад. А. Н. Северцовым

1957

ТОМ XXXVI январь ВЫПУСК 1

Адрес редакции:

Москва Б-64, Подсосенский пер., д. 21,
Издательство Академии наук СССР,
Редакция «Зоологического журнала»

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОСНОВАН акад. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ

ТОМ XXXVI

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА ★ 1957



ОТ РЕДАКЦИИ

В 1956 г. исполнилось 20 лет со дня смерти и 90 лет со дня рождения основателя первого в России журнала по зоологии, известного морфолога-эволюциониста, много сделавшего для развития исторического метода в биологии и для разработки теоретических обобщений по проблеме эволюции мира животных, — академика А. Н. Северцова.

В связи с этим редакция «Зоологического журнала», дважды реформированного после перехода в Издательство Академии наук СССР, посвящает настоящий номер статьям по морфологии животных, иллюстрирующим различные направления морфологических исследований по зоологии в СССР.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVI 1957 ВЫП. 1

О ПРЕОБРАЗОВАНИИ ФУНКЦИИ В ИНДИВИДУАЛЬНОМ РАЗВИТИИ ЖИВОТНЫХ

(ЗНАЧЕНИЕ УЧЕНИЯ А. Н. СЕВЕРЦОВА О ТИПАХ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ ОРГАНОВ ПРИ ИЗУЧЕНИИ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ)

Б. С. МАТВЕЕВ

Лаборатория морфологии позвоночных Московского государственного университета и Институт морфологии животных АН СССР

При построении теории естественного отбора Ч. Дарвин придавал очень большое значение преобразованиям функции в процессе видообразования. Продолжателями Дарвина в этом направлении были В. О. Ковалевский и А. Дорн (1875), разработавшие учение о смене функции; Клейненберг (N. Kleinenberg, 1886), разобравший явления субституции органов, и Плате (L. Plate), установивший принцип расширения функции (1912) и принцип интенсификации функции (1924). Акад. А. Н. Северцову принадлежит заслуга объединения этих отдельных «принципов», как их называли, в целую главу о морфологических закономерностях филогенетического развития, в которой проблема эволюции различных типов приспособлений рассматривается с биологической точки зрения, как способ развития активной функции или пассивного приспособления в полезном для организма направлении.

В учении о типах филогенетических изменений органов А. Н. Северцов указал на значение явления полиморфизма функции органов, или явления мультифункциональности органов, как основного источника преобразования функции в приспособительной эволюции при изменении условий существования. Индивидуальная приспособляемость, говорил А. Н. Северцов, выражается, с одной стороны, в явлениях полиморфизма функции, или явлениях мультифункциональности органов, с другой — в изменении поведения животных, т. е. явлениях индивидуальной психической приспособляемости, иначе говоря — в преобразованиях нервной деятельности. А. Н. Северцов в учении о типах филогенетических изменений органов разобрал преобразования функции органов при сравнительном изучении организации современных животных, что позволило ему сделать выводы о направлениях эволюции приспособлений в филогенетическом развитии. Задача настоящей статьи — показать на конкретных примерах, что те преобразования функции, которые А. Н. Северцов установил в филогенетическом развитии, происходят и на отдельных этапах индивидуального развития и притом в еще более наглядной форме. Вывод А. Н. Северцова о том, что «для данного вида безразлично, выполняется ли функция у потомка тем же органом, что у предка, или же она выполняется каким-либо другим органом, лишь бы биологически, т. е. с точки зрения выживания в борьбе за существование, она выполнялась лучше, чем у предка», имеет значение не только для филогенетического развития видов. Мы увидим, что этот вывод А. Н. Северцова целиком приложим — и даже в

еще большей степени — к различным этапам индивидуального развития животных.

При изучении преобразования функции в индивидуальном развитии необходимо широкое применение сравнительного метода и исследования строения и функции органов, с обязательным изучением развития на живых объектах. Изучение развития на живых объектах должно вестись с учетом изменений условий существования и всей биологии развития на различных этапах индивидуальной жизни животных. Наконец, сравнительное изучение особенностей строения и функции органов на разных этапах индивидуального развития должно проводиться с позиций исторического метода в биологии, т. е. с учетом филогенетического наследия в онтогенезе предшествующей истории эволюции вида. Именно к такому направлению исследований призывал нас А. Н. Северцов, именовавший его эколого-филогенетическим направлением в морфологии.

К настоящему времени по изучению преобразования строения и функции органов в единстве со средою накоплен большой фактический материал в различных направлениях исследований. С. Г. Крыжановский и его ученики начиная с 1933 г. провели цикл работ по экологической эмбриологии рыб, где разобраны компенсаторные органы дыхания личинок рыб и построена система экологических групп ихтиофауны (литофильные, фитофильные, псаммофильные, пелагофильные, остракофильные), с биологическим распределением их на не прячущих икру и не охраняющих икру, на прячущих икру и на охраняющих икру. Б. С. Матвеевым разобраны эмбриональные приспособления по их происхождению в индивидуальной жизни животных и установлены три типа их: овоадаптации, эмбриоадаптации и дефинитивные адаптации, а также рассмотрены преобразования строения и функции органов дыхания и движения у личинок рыб (1939, 1940, 1953).

В. В. Васнецовым и его учениками начиная с 1939 г. на основании изучения биологии развития рыб разработано учение об этапности индивидуального развития. Ленинградские экспериментальные эмбриологи (А. Н. Трифонова, М. Ф. Вернидуб и их ученики) разбирают этапность развития рыб на основании физиологического изучения критических периодов при развитии икры рыб. Г. А. Шмидт (1936, 1951, 1953) исследовал смену типов эмбриональных приспособлений у беспозвоночных животных и построил классификацию типов развития и периодизацию развития птиц и млекопитающих. А. А. Махотин (1940) применил учение А. Н. Северцова о типах филогенетических изменений органов при изучении онтогенеза насекомых. А. А. Машковцев (1935) на примере развития органов дыхания у земноводных разобрал значение функции в процессе формообразования органов.

Ценный вклад внесли в изучение преобразования функции в онтогенезе работы физиологов. П. И. Анохин (1948) и его ученики разработали учение о функциональных системах как целостном ответе организма при взаимодействии его со средой. И. А. Аршавский (1946, 1948, 1952) с учениками изучил преобразование функции в утробном развитии млекопитающих. А. А. Волохов (1951) обосновал павловскую теорию возникновения и развития нервной деятельности в эмбриогенезе и установил четыре фазы возникновения реакции в онтогенезе и филогенезе: фаза локальных рефлекторных реакций, фаза первичной генерализации рефлексов, фаза вторичной генерализации рефлексов и фаза специализации рефлекторных реакций.

При изучении преобразования функции в онтогенезе следует остановиться на двух направлениях преобразования функции в индивидуальном развитии. С одной стороны, одна и та же функция выполняется у животных в индивидуальном развитии не одним, а разными органами, последовательно замещающими друг друга. Это явление замещения — субституции функции — широко распространено в зародышевом и личиночном развитии, особенно у тех животных, где личиночные формы живут в условиях, отличающихся от условий жизни взрослых форм. В качестве классического примера преобразования функции в этом направлении приведу преобразование дыхательной функции в индивидуальном развитии различных позвоночных.

Второе направление преобразования функции в индивидуальном развитии имеет место тогда, когда один и тот же орган в течение индивидуальной жизни животного несет различные функции. Наиболее благодарным объектом для разбора таких преобразований являются органы движения.

Преобразование дыхательной функции

При разборе типов филогенетических изменений органов А. Н. Северцов отметил широкое развитие явления биологической субституции функции, когда функция органа предка замещается у потомков другой функцией, биологически ей равноценной, но выполняемой другим органом, расположенным в другом месте тела животного и развившимся из другого зародышевого зачатка. Напомню известные примеры А. Н. Северцова: замещение бегания на ногах у ящериц передвижением посредством змеевидного изгибания тела при редукции конечностей у безногих ящериц и змей или замена плавания в воде при помощи ударов хвоста, что свойственно акулам и другим рыбам, передвижением за счет волнообразных колебаний разросшихся грудных плавников у скатов в процессе приспособления к придонному образу жизни.

В индивидуальном развитии дыхательной функции у позвоночных животных перед нами выступают очень наглядные примеры явления замещения — субституции функции дыхания разными органами у одного и того же животного в разные периоды его индивидуального развития.

Сущность дыхания у разных животных и на разных этапах индивидуального развития животного остается одной и той же — потребление кислорода, необходимого для процесса обмена веществ. В индивидуальном развитии изменяются лишь коэффициенты интенсивности потребления кислорода. Однако в развитии животных это физиологическое отправление выполняется различными органами. Так, в целой серии работ, посвященных развитию рыб, С. Г. Крыжановский (1933—1953) и его ученики показали, что у зародышей и личинок рыб имеются весьма различные органы дыхания. У очень маленьких пелагических личинок морских рыб дыхание совершается осмотически, всей поверхностью тела, вплоть до начала функционирования дефинитивных органов — жабр.

У других рыб такое дыхание имеется лишь у икринок, до развития кровеносной системы. В дальнейшем дыхательная функция переходит к системе желточного кровообращения. На желточном мешке появляется сеть кровеносных сосудов, обычно как разветвления подкишечной вены (v. subintestinalis), в которых происходит окисление крови, собирающейся потом через печеночную вену к сердцу. У некоторых рыб такую же функцию несут кювьеровы протоки, расширенные в широкие лакуны. У личинок многих рыб (например, у щук) система жаберного кровообращения выполняет дыхательную функцию вплоть до развития жаберного дыхания, когда сеть желточных капилляров редуцируется. У личинок большинства карповых рыб развитие жабр запаздывает, т. е. система желточного кровообращения, осуществляющая дыхательную функцию, редуцируется вместе с резорбцией желточного мешка, раньше, чем успевают появиться жабры. У личинок таких рыб С. Г. Крыжановский (1933—1949) и его ученики, а также другие авторы описывают целую систему дополнительных компенсаторных органов личиночного дыхания. У Cyprinidae образуется капиллярная сеть сосудов в анальном плавнике благодаря разветвлению v. caudalis inferior. У других карповых рыб, кроме того, развивается сеть капилляров, несущих дыхательную функцию, в спинном плавнике, где сосудистая сеть образуется сегментальными сосудами. У некоторых Cychlidae образуется также сеть сосудов в преданальном плавнике — за счет разветвления v. subintestinalis. Помимо того, как известно, у многих рыб (Elasmobranchii, Cobitidae и др.) развиваются наружные жабры как эктодермальные нитевидные выросты, торчащие наружу. Как показывают работы С. Г. Крыжановского и его учеников, компенсаторные органы дыхания находятся в тесной связи с условиями среды. До начала самостоятельного питания зародыш, развивающийся из икринки, обеспечен пищей и защитой от вредных влияний овоадаптациями (желток, оболочки и т. д.).

Его связь с условиями среды главным образом определяется условиями дыхания и температуры. Развитие и интенсивность компенсаторных органов дыхания определяются условиями кислородного режима того водоема, где развивается икра. Соответственно этому С. Г. Крыжановский строит свою биологическую классификацию экологических типов ихтиофауны.

В качестве конкретного примера смены разных органов дыхания, обеспечивающих газообмен, в течение индивидуального развития одного вида рыб разберем преобразование дыхательной функции в онтогенезе осетровых рыб. Условия искусственного разведения этих рыб дают возможность наблюдать развитие икры и личинок в условиях, легко контролируемых наблюдателем, что представляет большие преимущества для исследования. Мною и моими учениками (И. А. Садов, С. В. Емельянов)

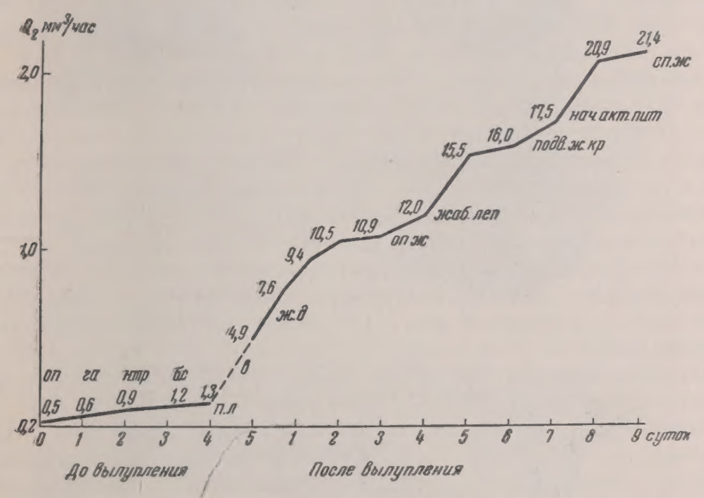


Рис. 1. Потребление кислорода одной личинкой (икринкой) осетра (по П. А. Коржуеву, 1941)

оп — оплодотворение, *га* — гаструляция, *н. тр* — нервная трубка, *б. с* — биение сердца, *п. л* — подвижная личинка, *в* — вылупление, *ж. д* — желточное дыхание, *оп. ж* — оперкулярная жабра, *жаб. леп* — жаберные лепестки, *подв. ж. кр* — подвижная каберная крышка, *нач. акт. пит* — начало активного питания, *сп. ж* — спинные жучки

проводилось изучение развития осетровых рыб на Куре и на Волге, поэтому я в своих данных не буду касаться материалов по развитию осетровых рыб на Дону, где условия развития несколько отличаются от Куры, соответственно чему и смена этапов у икры и личинок происходит иначе. Как было указано выше, на начальных стадиях развития, охватывающих процессы дробления, гаструляции, нейруляции, сегментации тела и обособление тела зародыша на икринке, обеспечение процессов развития кислородом происходит путем восприятия кислорода всей поверхностью тела. После развития сердца и кровеносной системы дыхательная функция кожных покровов локализуется на желточном мешке (рис. 2, *а*). Начало биения сердца обычно совпадает с процессом дифференциации миофибрилл в миотомах и с началом спонтанных миогенных двигательных реакций. На желточном мешке обособляются отдельные кровеносные лакуны, образующие сеть сосудов, несущих дыхательную функцию. Можно думать, что ритмические конвульсивные переворачивания зародыша в оболочках икринки имеют определенное биологическое значение — повышение газообмена. На рис. 1 представлена кривая потребления кислорода в период развития рыбы, начиная от оплодотворения икры и кончая личинкой в возрасте 9 суток после вылупления, перешедшей на самостоятельное питание и дефинитивное дыхание при помощи жаберного аппарата с подвижной

жаберной крышкой. Кривая составлена по данным П. А. Кожуева (1941—1956), полученным при изучении куринского осетра (Acipenser güldenstädti Br.). Кривая потребления кислорода одной икринкой начиная от оплодотворения постепенно нарастает от 0,26 до 1,30 *мм*³ в 1 час.

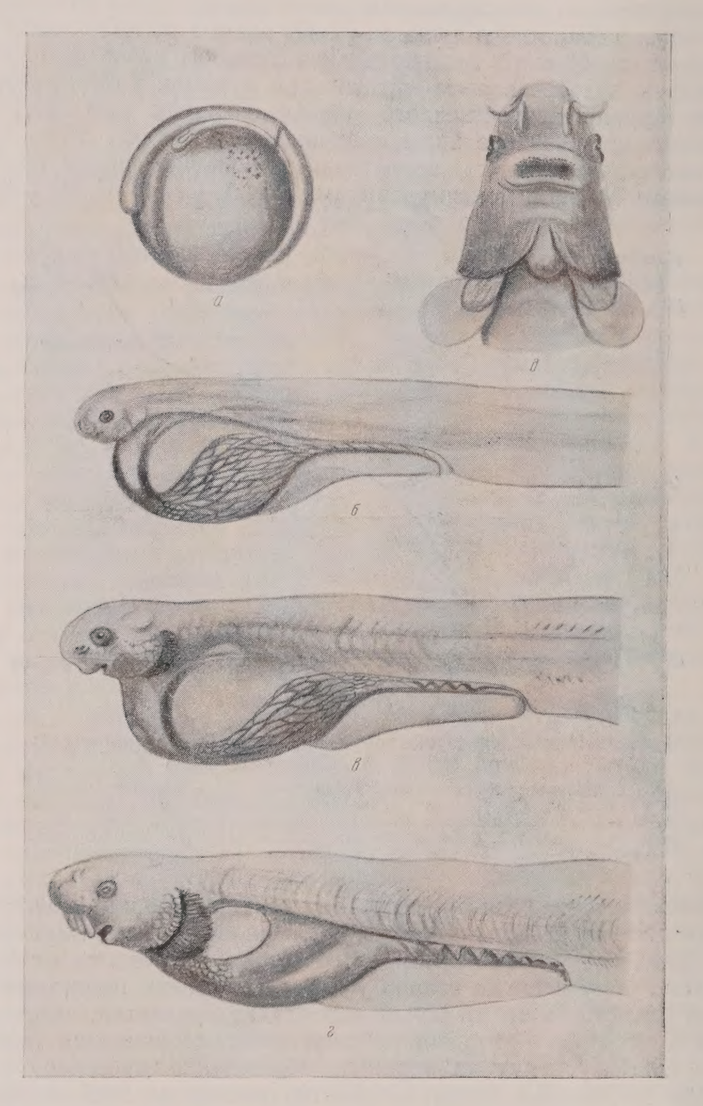


Рис. 2. Преобразование функции дыхания в онтогенезе осетра (Acipenser güldenstädti)

а — осмотическое дыхание поверхностью тела и кювьеровыми протоками, *б* — желточное дыхание через желточное кровообращение, *в* — смешанное дыхание — оперкулярной жаброй и желточное, *г* — наружное жаберное дыхание, *д* — оперкулярное дыхание

По данным М. Ф. Вернидуб (1951), в течение инкубации икры это нарастание идет волнообразными уступами, соответственно смене переломных этапов, которых у донского осетра, как установлено автором, имеется около семи, соответственно числу критических периодов.

После вылупления из оболочек потребление кислорода возрастает более чем в четыре раза — от 1,30 до 4,91 *мм*³/час. Затем кривая потреб-

ления кислорода (рис. 1) идет значительно более интенсивно вверх, давая три волнообразных уступа, которые соответствуют преобразованиям дыхательной функции. Подъем кривой в первые 2 суток после выупления (с 4,91 до 10,51 *мм*³/час) обусловливается мощным развитием дыхания путем желточного кровообращения (рис. 2, *б*). Подкишечные сосуды образуют в задней половине желточного мешка мощную сеть капилляров, которые на брюшной поверхности желточного мешка постепенно собираются вместе и составляют воротную вену печени (v. porta hepatici). Однако на 3-и сутки после вылупления сеть капилляров становится уже менее мощной; в это время начинается разрастание оперкулярной складки. На заднем крае оперкулярной крышки обособляется ряд эктодермальных пальцеобразных выростов, в которые врастают петлями разветвления гиоидной артерии. Таким путем возникает новый дыхательный орган — оперкулярная жабра (рис. 2,*в*) - первый орган жаберного дыхания. С этого момента начинается новый подъем потребления кислорода (10,9 *мм*³/час — на 3-и сутки, 12,01 *мм*³/час — на 4-е и 15,51 *мм*³/час — на 5-е сутки жизни личинки после вылупления). На наружных поверхностях жаберных дужек в последовательном порядке, начиная с первой, развиваются эктодермальные пальцевидные выросты жаберных лепестков, в которые врастают петлями кровеносные сосуды. Эти торчащие наружу из-под жаберной крышки жаберные лепестки сидят на каждой дужке в два ряда, и появление их означает новый этап дыхательной функции — наружное жаберное дыхание (рис. 2, *г*). Жаберный аппарат не совершает никаких дыхательных движений, и окисление крови происходит путем пассивного омывания водой жаберных лепестков при плавании личинок, находящихся все время в активном движении. Кроме того, вся дыхательная система находится в прямой связи с биениями сердца, и при каждом сокращении сердца весь жаберный аппарат также совершает толкательное движение.

После 5-х суток (рис. 1) начинается некоторое падение потребления кислорода. Пассивное омывание жаберных лепестков оказывается уже недостаточным. Наступает последнее преобразование дыхательной функции — оформление дыхания ритмическими дыхательными движениями оперкулярной крышки и всего висцерального аппарата. Вместе с тем появляются также и хватательные движения челюстного аппарата. Это связано с переходом к питанию внешней пищей. Оперкулярная крышка постепенно нарастает на жаберные лепестки, развивается бранхиостегальная складка, и оформляется оперкулярный дыхательный аппарат (рис. 2, *д*) в виде сложной системы, функционирующей по принципу нагнетательного и разрежающего насоса, как это показано в работах по функциональной анатомии жаберного аппарта М. М. Воскобойниковым (1932) и его учениками.

Еще более сложная смена форм дыхания протекает в индивидуальном развитии амфибий [работы А. А. Машковцева (1935), Л. Медведева (1937), А. М. Сергеева (1943), А. Н. Солдатовой (1948)]. На ранних стадиях развития (дробления, гаструляции, нейруляции и хвостовой почки), почти вплоть до начала биения сердца, зародыш, как у рыб, дышит всей поверхностью своего тела (рис. 3, *а*). Еще до вылупления, на стадии начала биения сердца, на поверхности желточного мешка развивается желточная система кровеносных сосудов, выполняющих функцию распределения как питательных материалов, так и кислорода (рис. 3, *б*). Этот период в развитии амфибии очень непродолжителен, так как желточный мешок мал.

Процесс образования желточного кровообращения детально изучен А. М. Сергеевым (1943) у хвостатых амфибий. У лягушек и жаб, вследствие сильной пигментации зародыша, он изучен недостаточно, поэтому я даю рисунок зародыша аксолотля (рис. 3, *б*), а дальнейшее описание личиночных органов амфибий буду вести по данным о развитии бесхвостых амфибий по работе А. Н. Солдатовой (1948).

Желточное дыхание вскоре оказывается недостаточным для икринок, и уже на стадии хвостовой почки начинается закладка наружных жабр (рис. 3, *а*, *б*). Через 2—3 дня после вылупления головастиков у них прорываются ротовое отверстие и первая жаберная щель. Головастики начинают активно двигаться, у них быстро увеличиваются наружные жабры, которые принимают на себя функции дыхания (рис. 3, *в*). По степени развития наружных жабр наши бесхвостые амфибии разделяются

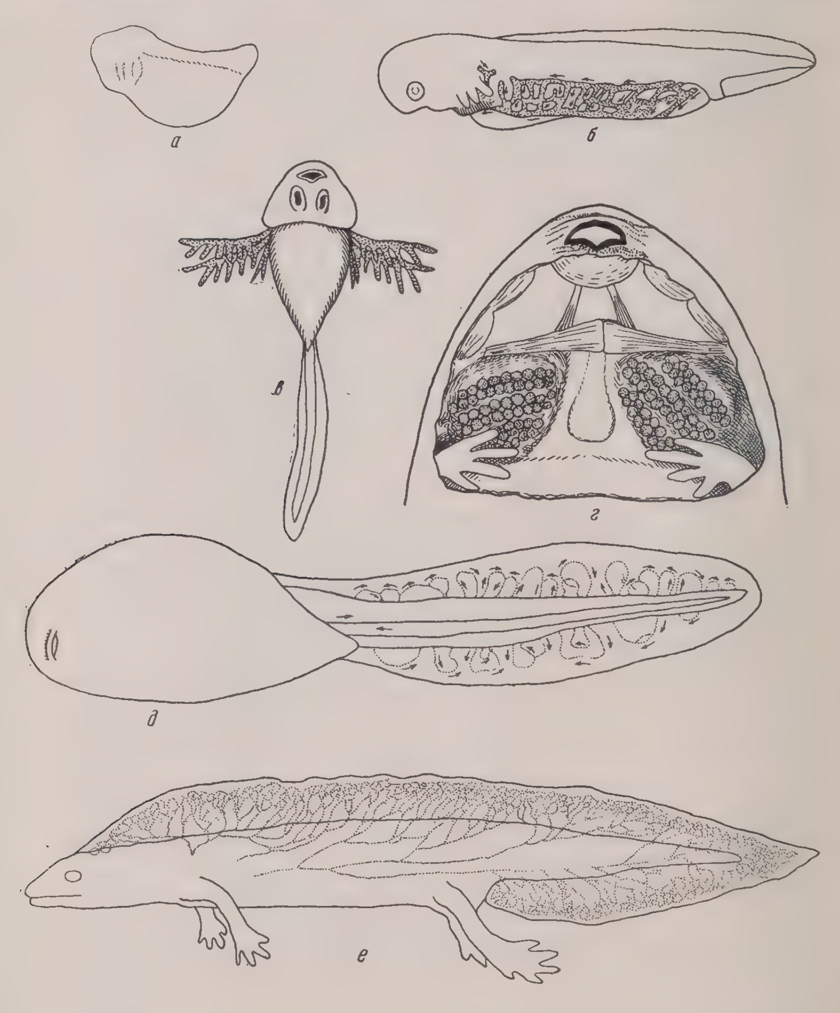


Рис. 3. Преобразование функции дыхания в онтогенезе амфибий

а — дыхание поверхностью тела, *б* — желточное дыхание у зародыша аксолотля, *в* — личинка травяной лягушки с наружными жабрами, *г* — вскрытая жаберная область головастика лягушки с внутренними жабрами, *д* — головастик с кожным дыханием в плавниках, *е* — тритон (Triturus vulgaris) с кожным дыханием в плавниках

на две группы. У головастиков первой группы, куда относятся прудовые лягушки (Rana esculenta), озерные лягушки (R. ridibunda), жаба-чесночница (Pelobates fuscus), зеленая жаба (Bufo viridis), жерлянка (Bombina bombina), наружные жабры останавливаются на стадии четырех лепестков на первой жабре и двух — на второй. У головастиков 5—7 *мм* длиной они составляют 5% общей длины и функционируют всего 2—3 дня.

Представитель второй группы — травяная лягушка (R. temporaria), у которой наружные жабры продолжают расти дальше еще в следующие

2—3 дня и у головастиков 7, 8, 9 *мм* достигают 15% общей длины тела. На наружных жабрах, помимо четырех ветвей первого порядка, развивается шесть-восемь ветвей второго порядка (жабра I и II), а на жабре III — две-три ветви. Сложные наружные жабры имеются, как известно, также у личинок хвостатых амфибий; некоторые из них (Necturus, Siren, Amphiuma, Proteus) сохраняют их до взрослого состояния. Срок существования наружных жабр у травяной лягушки — 10—14 дней, затем они закрываются разрастающейся оперкулярной складкой.

На стадии максимального развития наружных жабр у головастика начинает включаться в функцию дыхания еще новая система провизорных органов, впервые описанных у головастиков Л. Медведевым (1937), — система кровеносных капилляров в плавниковой складке. А. Н. Солдатова так описывает этот процесс. У прудовой лягушки первые капилляры в хвостовом плавнике появляются у личинки 5 *мм* длиной и развиваются параллельно разрастанию оперкулярной крышки и зарастанию наружных жабр, завершающимся у личинок 6 и 7 *мм*; у травяной лягушки первые капилляры закладываются гораздо позднее и развиваются медленнее. Ко времени закладки почки задней конечности система плавниковых капилляров достигает максимального развития (рис. 3, *д*) и сохраняется до метаморфоза. У разных амфибий, соответственно степени развития других органов дыхания, густота плавниковых капилляров различна. Слабо она представлена у жерлянки, сильно — у прудовой и озерной лягушек. Очень богато, в виде ячеистой сети по всей поверхности плавника, развита сеть капилляров у зеленой жабы. Это объясняется тем, что у головастиков жаб легкие не функционируют до конца метаморфоза (Машковцев, 1935; Медведев, 1937).

После атрофии наружных жабр, вследствие нарастания на них оперкулярной складки, начинает функционировать дыхательная система внутренних жабр (рис. 3, *г*). Внутренние жабры включаются в процесс дыхания у головастиков первой группы в возрасте 6—7 дней, у второй группы (R. temporaria) — на 15—17-й день, причем, несмотря на резкие различия во времени, стадии включения начала функционирования внутренних жабр у головастиков разных групп соответствуют друг другу. После надвигания оперкулярной складки начинается интенсивный рост лепестков внутренних жабр, становящихся из каплевидных пальцеобразными выростами, сначала на жабрах II, а затем на жабрах I и III. Одновременно с лепестками образуется цедильный аппарат на глоточном крае. На стадии закладки задних конечностей жаберный аппарат полностью сформирован. Жабры становятся многоветвистыми образованиями: жабры I — 24—27 лепестков, жабры II — 30—34, жабры III — 24—28, жабры IV — 7—10 лепестков. Опушенность жабр представлена сильно у жаб, средне — у травяной и зеленой лягушек и жерлянки и слабо — у чесночницы.

Нам осталось упомянуть о развитии последней системы дефинитивных органов дыхания — легких. Легкие закладываются у личинки незадолго до вылупления. На стадии закладки почки задних конечностей начинается их альвеолизация (фрагментация, по А. А. Машковцеву). На стадии расчленения задней конечности на суставы легкие начинают функционировать как орган дыхания. Степень альвеолизации легких находится в обратно пропорциональном соотношении с вышеупомянутой опушенностью жабр: у чесночниц она сильна (особенно в верхней части), у жерлянки — слабее; нет альвеол в верхней части легкого у озерной и травяной лягушек, и, наконец, у жаб легкие не функционируют до метаморфоза. В период метаморфоза появляется последняя из дыхательных систем амфибий — кожное дыхание. Согласно данным Л. Медведева (1937), v. cutanea magna появляется как ветвь подключичной вены на стадии образования задних конечностей, разрастание системы кожного дыхания происходит в конце метаморфоза.

Таким образом, перед нами еще более сложная картина явления субституции функции дыхания различными органами в развитии одной и той же особи: 1) дыхание всей поверхностью тела, 2) желточное дыхание, 3) наружные жабры, 4) плавниковое дыхание, 5) внутренние жабры, 6) легочное дыхание, 7) кожное дыхание.

Интересно отметить, что пластичность организации амфибии в отношении дыхательной функции характерна и для взрослого животного. Всем хорошо известно, что самцы тритонов каждую весну надевают брачный наряд. У них, как у личинок, развивается непарный плавник — так называемый гребень, трактуемый обычно как украшение в брачный период. Однако, как показали наблюдения А. Г. Банникова (1948), в плавниковой складке брачного гребня самца-тритона в период размножения развивается такая же сложная сеть кровеносных капилляров, как у головастика лягушки (рис. 3, *е*). В период половой активности процесс обмена веществ у самцов настолько интенсифицируется, что возникает потребность в дополнительном дыхании, и капиллярная сеть кровеносных сосудов брачного гребня самца обеспечивает эти потребности организма.

Переходим к последнему примеру — к эволюции дыхательной функции у амниот в условиях наземного развития зародыша. В эмбриональном развитии рептилий и птиц дыхательная функция зародышей, прежде чем начнется дефинитивная функция легких, также выполняется различными органами. Однако условия наземного развития создают иную последовательную систему субституирующих друг друга органов. В яйце рептилий и птиц на первых стадиях развития дыхание также совершается всей поверхностью зародышевого диска. Далее наступает период типичного желточного дыхания, на зародышевом диске развивается мощная сеть внезародышевых кровеносных сосудов, выполняющих дыхательную функцию. Возникающие вокруг зародыша амниотические складки полностью изолируют зародыш от внешней среды и замыкают его в амниотическую полость. В связи с этим жабры теряют свое биологическое значение. Хотя у зародыша и развиваются жаберные щели и кровеносные сосуды, но жаберные лепестки не развиваются и перестают нести дыхательную функцию. Жаберное дыхание замещается у зародыша рептилии и птицы аллантоидным дыханием. Аллантоидный мешок, возникая вначале как зародышевый мочевой пузырь, постепенно разрастается вместе с зародышем, заполняет все свободное пространство в яйце и приходит в соприкосновение с наружными яйцевыми оболочками. В нем развивается поверхностная сеть кровеносных сосудов, и он получает новую дополнительную функцию органа зародышевого дыхания. Аллантоидное дыхание обеспечивает потребности развивающегося детеныша вплоть до момента вылупления его из яйца, когда начинают действовать дефинитивные органы дыхания — легкие.

Указанные соотношения хорошо показаны в работе А. М. Сергеева (1943), изучившего приспособления к наземному развитию у рептилий.

Перед нами снова смена различных форм дыхания в индивидуальном развитии по типу субституции функции: 1) дыхание всей поверхностью тела, 2) желточное дыхание, 3) аллантоидное дыхание, 4) легкие.

Интересно отметить, что два первых этапа дыхания на разных стадиях развития (дыхание поверхностью тела и желточное дыхание) сохраняются у всех яйцекладущих позвоночных, несмотря на различные условия жизни зародыша. Они являются формами приспособлений к периоду индивидуального развития, названного И. И. Ежиковым (1939) скрытым развитием, которое определяется овоадаптациями (наличием желтка, яйцевых оболочек и т. д.), полученными дочерним организмом от матери через яйцо.

Последующие этапы дыхания у различных рыб, амфибий и амниот (на примере рептилий и птиц) резко отличаются друг от друга в зависимости от различных условий существования развивающегося зародыша и дли-

тельности сохранения в индивидуальном развитии биологического значения овоадаптации. Если желтка в яйце много, то на более длительный период сохраняется желточное дыхание, если желтка мало, то функция дыхания переходит к другим органам. Форма личиночных органов дыхания и продолжительность их существования зависят от условий существования личинок и уровня интенсивности обмена веществ, а каждая их смена зависит от коррелятивных соотношений между органами развивающегося животного и условиями их функционирования.

У амфибий форма преобразования дыхательной функции еще сложнее — перед нами картина сложного переплетения разных форм дыхания. Дыхание при помощи наружных жабр переплетается с плавниковым дыханием, и в это же время начинают функционировать внутренние жабры. Легочное дыхание включается еще во время существования внутренних жабр и плавникового дыхания, и лишь постепенно более ранние формы газообмена замещаются поздними. У различных бесхвостых амфибий мы видим очень ярко, как меняются взаимоотношения органов дыхания в связи с изменениями в условиях существования. У амниот, с их совершенными формами развития в яйце (у рептилий и птиц) и в матке (у млекопитающих) вплоть до рождения уже сформированного детеныша, органы дыхания в водной среде выпадают из установленного историческим развитием порядка смены форм органов дыхания и замещаются новыми приспособлениями для выполнения дыхательной функции в яйце.

Преобразование форм движения

Органы движения животных являются благодарным объектом для изучения преобразования строения и функции как в эволюционном, так и в индивидуальном развитии. Как известно, преобразование форм движения является классическим примером разнообразных путей адаптивной эволюции животных и преобразований гомологических органов. Они отражают в себе многообразие адаптивной радиации в эволюционном развитии.

Не менее интересны преобразования функции движения и в индивидуальном развитии. Наиболее разительные примеры встречаются у беспозвоночных животных, с их резким явлением метаморфоза. У насекомых ходильные придатки гусениц превращаются в органы взрослых форм, несущие совсем другие функции: у одних — в органы полового аппарата, у других — захватывания пищи, у третьих — органы вкуса. Я этих примеров приводить не буду — они частично разобраны в работах А. А. Махотина (1940).

В развитии органов движения позвоночных также имеются интересные преобразования. Как было указано выше, непарные плавники личинок рыб и амфибий осуществляют не только функцию движения, вернее — поддержания тела в вертикальном положении при движении, но и функции газообмена. Активные органы движения — грудные плавники у некоторых рыб тоже несут дыхательные функции, и их движение служит не для перемещения животного, а для дыхания. Такое преобразование функции грудных плавников мне пришлось наблюдать у личинок панцирного сомика — каллихта (Callichtys callichtys).

Помимо сети капилляров в непарных плавниках, у только что вылупившейся личинки в очень крупном грудном плавнике развивается мощная сеть кровеносных сосудов, с крупным приносящим сосудом, проходящим по дорсальному краю плавника, и мощным выносящим сосудом, который лежит по вентральному краю и несет кровь к сердцу. По этим сосудам протекает мощный поток крови, причем в приносящем сосуде кровь более темная, чем в выносящем. Ритмические помахивания грудных плавников напоминают помахивание наружных жабр аксолотля. Это состояние

продолжается 2—3 дня, затем сосуды запустевают, в грудном плавнике развивается скелет, и плавник превращается в орган движения. Перед нами пример полной смены функции в онтогенезе.

Не менее интересны временные преобразования функции движения плавников личинок морских рыб, ведущих пелагический образ жизни в планктоне (Матвеев, 1940). В период жизни во взвешенном состоянии у них происходит кратковременное усиленное разрастание различных органов движения для поддержания тела в воде. У Trachipterus (семейство Macruridae) образуются громадные нитевидные придатки в непарных плавниках, у некоторых налимов (семейство Gadidae) громадных размеров достигают брюшные плавники. Иной раз имеется разрастание и образование нитевидных выростов на всех плавниках, примером чему может служить личинка донной морской рыбы — морского черта (Lophius piscatorius). Эта личинка, имеющая форму настоящего планера, затем опускается на дно и приобретает черты уплощенной донной рыбы, с присосками вместо брюшных плавников. Таких примеров можно было бы привести очень большое количество.

Как показывают работы И. А. Аршавского (1946, 1948), двигательные движения плода у млекопитающих в период утробного развития также имеют совершенно другую функцию, чем после рождения. Двигательные движения конечностей плода имеют значение не «подготовки» к хождению после рождения, а представляют собой важную двигательную реакцию, повышающую газообмен в теле зародыша. Точно так же дыхательные движения грудной клетки плода в утробном развитии имеют совершенно другую функцию, чем после рождения.

Наконец, мне хотелось разобрать вопрос о преобразовании конечностей млекопитающих и птиц уже после рождения.

А. Н. Северцов установил ход изменения и преобразования движения конечностей млекопитающих в их филогенетическом развитии при переходе от стопохождения к пальцехождению (у хищников) и, наконец, к опоре на дистальные концы пальцев (у копытных). Он показал, что пальцехождение и фалангохождение представляют собою закрепление отдельных фаз поступательного движения стопоходной конечности. То положение конечности стопоходящего животного, которое животное и человек принимают во время бега (бег на цыпочках), фиксируется в эволюции пальцехождения как постоянная форма опоры их тела на конечности. Точно так же кратковременная фаза опоры на дистальные элементы стопы при переносе ноги для нового шага фиксируется как постоянная форма движения у копытных. А. Н. Дружинин в своей работе об эволюции парных конечностей позвоночных животных показал, что явление фиксации фаз имело место в эволюции конечностей при переходе животных от водного к наземному образу жизни (Северцов, 1939). П. К. Анохин (1949) также придает этому типу эволюционных изменений большое значение.

Дальнейшая разработка этих вопросов принадлежит В. Г. Касьяненко (1956). Изучая закономерности приспособительных преобразований суставов конечностей млекопитающих, он указывает, что, при всем многообразии приспособлений конечностей млекопитающих к различному способу передвижений и к выполнению специфических рабочих функций, все млекопитающие по ряду основных признаков в строении конечностей могут быть объединены в три группы соответственно трем типам опоры: стопо-, пальце- и фалангохождение. Автор отмечает, что в результате сравнительно-анатомического, исторического и экспериментального изучения суставов конечностей млекопитающих мы имели возможность убедиться, насколько велико для понимания функции органов движения животных значение таких принципов эволюции, как установленный А. Н. Северцовым принцип фиксации фаз, как принцип смены и субституции функций и др. Ведущее значение принципа фиксации фаз В. Г. Касьяненко разбирает на

примере изученных им и его учениками закономерностей становления суставного рельефа и развития суставов у млекопитающих в целом на пути перехода их от стопо- к пальце- и фалангохождению. Примерами смены функций служат преобразования наружной тибиальной косточки стопы (tibiale externum) и предпервого луча (praepollex), а также целый ряд исторических преобразований топографии, строения и функции некоторых мышц конечностей. Я не имею возможности останавливаться на этих данных и приведу лишь два примера. Предпервый луч (praepollex) претерпевает пять этапов развития: 1) он опорный самостоятельный луч в шести-семилучевой кисти предка; 2) у лемминга он рудиментарен, но еще сохраняет опорное значение; 3) у крота он преобразуется в os falciforme и, сменив функцию, способствует увеличению полезной площади кисти как роющего аппарата; 4) у бобра он сохраняется как двучленный хрящевой



Рис. 4. Возрастные изменения форм движения у котят от стопохождения к пальцехождению

а — 14-й день после рождения, *б* — 21-й день после рождения, *в* — 28-й день после рождения, *г* — 42-й день после рождения

луч и, сменив функцию, способствует увеличению полезной площади кисти при плавании; 5) у большинства стопоходящих он сохраняется как рудимент и, вовсе утратив роль опоры, служит защитным образованием для проходящих на волярной поверхности кисти сосудов и нервов. Преобразование функции мышц в ряду млекопитающих дает возможность В. Г. Касьяненко сделать важный вывод о том, что одна и та же мышца может иметь в процессе эволюции разнообразные, порой резко отличные, по сравнению с прежними, функции при сохранении той же иннервации. Поэтому прежние представления о функциональной специфике иннервационных аппаратов скелетных мышц нуждаются в решительном пересмотре.

Встает вопрос: как возникает пальцехождение в индивидуальном развитии? Наблюдение постепенного преобразования форм движения у пальцеходящих хищников (на примере котят и щенят, учащихся ходить) показывает нам, что здесь перед нами действительно происходит процесс постепенного перехода от стопохождения к пальцехождению по типу **фиксации фаз.**

До прорезывания глаз, на 10-й день после рождения, котенок пользуется лапами лишь при ползании на брюхе, да и после прозрения он ползает на брюхе, лишь подталкивая лапами свое тело. Первые шаги на ногах можно наблюдать на 14-й день, после чего котенок уже начинает ходить на лапах. На прилагаемых фотографиях (рис. 4) представлены формы движения котенка на 14, 21, 28 и 42-й день после рождения. Как видно из рисунка, на 14-й день (рис. 4, *а*) котенок опирается при движении всей стопой на пятку, как настоящее стопоходящее животное (медведь) и человек. Передняя лапа у котенка на 14-й день также опирается на всю ладонь. На 21-й день (рис. 4, *б*) тело более приподнято на конечностях и пятка уже не касается земли, но все же фаза стопоходности в задней конечности еще наблюдается (в передней ее уже нет). На 28-й день фаза стопоходности уже полностью выпадает, и животное двигается быстро на приподнятых конечностях, не опираясь уже на пятку (рис. 4, *в*). На 42-й день положение конечностей соответствует положению их у пальцеходящего взрослого животного (рис. 4, *г*). Тот же процесс перехода от стопоходности к пальцеходности можно наблюдать на щенятах. Однако, как указывает В. Г. Касьяненко (1956), конечности собак более специализованы к беганию, чем у кошек, и у них фаза полной стопоходности уже выпадает (она сохраняется частично лишь в задней конечности).

Вторым примером изменения функции движения по типу фиксации фаз может служить развитие ноги у птиц. Как известно, рептилии и птицы в задних конечностях имеют интертарзальное сочленение, т. е. стопа сочленяется с голенью между двумя рядами тарзальных косточек. Рептилии опираются при движении на всю стопу, и их движение можно сравнить с настоящим стопохождением. У птиц, в связи с двуногостью и приспособлением к взлету с места, развивается цевка, как новый, дополнительный элемент конечности, за счет срастания трех длинных пястных косточек с проксимальным рядом запястья. Таким образом, птицы также ходят на пальцах, как пальцеходящие млекопитающие. Мои бывшие ученики, изучая биологию птенцов: Лебедева — аистов, Н. Н. Карташев — чистиковых птиц на «птичьих базарах» Арктики, провели наблюдения по развитию их двигательной функции. Оказывается, птенец в гнезде опирается на всю цевку, как настоящее стопоходящее животное, и лишь позже встает на ноги, т. е. на пальцы. Это очень хорошо видно на прилагаемой фотографии птенцов аиста, с их длинными ногами (рис. 5).

Птенцы аиста из одного гнезда, как описано в дипломной работе Лебедевой, весьма сильно различаются по возрасту, поэтому один птенец уже стоит на ногах, а другой еще не достиг этого состояния пальцеходности. У пингвинов (Impennes) и в отряде чистиковых птиц (Algae) это состояние птенцового «стопохождения» сохраняется во взрослом состоянии как приспособление к специфическим условиям жизни при гнездовании на скалах в полярных морях. Н. Н. Карташев проследил развитие этих приспособлений у чистиковых птиц на «птичьих базарах» в заповеднике «Семь Островов». У чаек (Lari), близких к Alcidae, птенец выводкового типа после вылупления быстро бегает на пальцах, так что цевка стоит у него вертикально (рис. 6, *а*). Наиболее примитивные из Alcidae — чистики (Cephus grylle L.), гнездящиеся на земле, укрыв свои гнезда под камнями в расщелинах скал, передвигаются на пальцах, но их цевка лишь незначительно приподнята над землей и фиксируется при движении в наклонном положении. Кайры (Uria aalge Pont.), гнездящиеся на уступах скал, теряют способность хождения на приподнятой цевке. Они держат тело в вертикальном положении и опираются на землю всей цевкой, передвигаясь на ногах, как на лыжах. Птенцы после вылупления имеют сильно развитые ноги и цепко всей лапой до пятки держатся за скалы, чтобы не быть снесенными ветром в море (рис. 6, *б*). Но все же птенец кратковременно, как птенец чайки, может приподниматься на пальцах, ставя цевку вертикально (рис. 6, *в*). Взрослые птицы почти полностью теряют эту способность.



Рис. 5. Птенцы аиста разных возрастов в гнезде
а — опора на пятку, *б* — стояние на пальцах

Рис. 6. Различные формы опоры ног у птиц
а — птенец чайки-моевки (Rissa tridac yla L.). *б* — птенец кайры (Uria aalge Pont.), опирающийся на цевку, *в* — птенец кайры, приподнявшийся на пальцах, *г* — взрослые кайры на скалах

Лишь в момент испуга они на несколько мгновений могут приподняться на пальцах (рис. 6, *г*).

Таким образом, перед нами интересный пример выпадения в онтогенезе чистиковых птиц последней фазы в процессе фиксации фаз при развитии цевки у птиц. Приспособившись к жизни в открытом море, при совершенном нырянии при помощи крыльев, чистиковые птицы пользуются сушей лишь в период гнездования. Цевка как приспособление к двуногости и взлету с места потеряла свое биологическое значение, и фаза хождения на приподнятой цевке у кайр выпала из их онтогенеза.

Явление опоры на цевку, «стопохождение», у птенцов очень широко распространено среди всех птенцовых птиц. Л. П. Познанин (1938) описал развитие особых роговых мозолей на пятках птенца как полезное приспособление при ползании в гнезде. П. К. Анохин (1949) упоминает при анализе кормового рефлекса у птенцов грачей поднятие тела на пятке как одно из звеньев в сложном комплексе этого рефлекса.

Заключение

Из разобранных примеров преобразования функции в индивидуальном развитии животных становится достаточно ясно, что понимание функции органа совершенно не исчерпывается теми его отправлениями, которые свойственны взрослым животным.

Что касается изучения строения органа в единстве с его функцией у взрослых животных, то это направление функциональной морфологии развивается в Советском Союзе различными путями. С одной стороны, необходимо отметить плодотворное развитие палеобиологического направления, начало которому положено В. О. Ковалевским и которое продолжено П. П. Сушкиным, А. А. Борисяком, Ю. А. Орловым и их учениками. Среди анатомов медицинского направления возродилась функциональная анатомия, продолжающая традиции П. Ф. Лесгафта (ленинградская школа анатомов В. Н. Тонкова). Ученики Лесгафта (И. Д. Стрельников и др.) в институте его имени продолжают заниматься вопросами экологической морфологии. В Киеве обособилась самостоятельная школа функциональной морфологии органов дыхания (М. М. Воскобойников и его ученики) и органов движения (В. Г. Касьяненко и его ученики). В Алма-Ате создал самостоятельное направление биоморфологии Б. А. Домбровский. Наконец, школа учеников А. Н. Северцова продолжает и развивает эколого-филогенетическое направление морфологии, основанное их учителем.

В противовес этому приходится отметить, что вопросы преобразования функции как источника эволюционных преобразований мало разрабатываются в зарубежных странах. Направление биологической сравнительной анатомии Г. Боккера, возникшее и плодотворно развивавшееся в Германии после смерти его основателя, в последнее время совсем заглохло. В своей последней сводке «Основы естественной системы сравнительной анатомии и филогенетики» Ремане (A. Remane, 1956) разбирает филогенетические законы как средство исторического исследования: сначала—биогенетический закон, далее — законы совершенствования (законы уменьшения и увеличения однородных структур, законы дифференциации, интернации, концентрации, централизации и процессы соподчинения). Он подчеркивает, что все эти законы возникли еще в XVIII и XIX столетиях при рассмотрении ступенчатой лестницы существ и большинство из них имеет умозрительный (geistgeschichliche) характер. После этого идет разбор законов специализации, и только в них проводится анализ преобразования функции во взаимоотношении со средой. Здесь перечисляются примеры различных преобразований функций, взятые из работ А. Дорна, Л. Плате, А. Н. Северцова, и им противопоставляется понимание этих преобразований как вариаций типа К. Бэром, Дакке, Беурленом, Шиндевольфом и дру-

гими типологами. Только при изложении эколого-филогенетического метода (при изучении жизненных форм или биологических типов, когда они меняют местоположение) Ремане указывает важность точного исследования жизненных форм и функциональных преобразований. Таким образом, в зарубежной морфологии существует недооценка роли функции в филогенетическом развитии. Там еще главенствует типологическое и идеалистическое направление морфологии и критическое отношение к дарвинистским объяснениям движущих сил эволюции. Сам Ремане стоит на дарвиновских позициях. Он совершенно правильно дает оценку филогенеза. Характеризуя биогенетический закон, он говорит, что филогенез есть последовательная совокупность измененных онтогенезов; отсюда филогенез — следствие онтогенеза, а не его причина, как считал Э. Геккель. Ремане не соглашается с В. Любошем, что «дарвинские родословные деревья только фикция», — он говорит, что все нападки на построение естественной системы в виде родословного древа необоснованны. Однако все же и в его трактовках имеется недооценка роли функциональных факторов в процессе эволюции и в индивидуальном развитии.

В современной биологии изучение функции — и не только изучение, но и правильное понимание содержания самого понятия «функция» и той роли, которую она играет в жизнедеятельности организма, — является первоочередной задачей науки и практики. Однако среди биологов, а также и среди медиков нет единого, ясного понимания самого понятия функции. Казалось бы, определение функции должны были дать физиологи, изучающие биологические явления на живом организме, но даже и у них нет правильного понимания функции, и отсюда следует ряд важнейших методологических ошибок в определении ее ведущей роли как в биологии, так и в медицине. Обратимся к ходячим представлениям о функции, которым мы обучаем студентов. В учебнике физиологии К. М. Быкова (1948—1955) я не нашел определения функции, о нем можно судить лишь косвенно. Там написано, что физиология — биологическая наука, изучающая процессы, происходящие в живом организме, что физиология является экспериментальной наукой и ее изучение должно дать не только определенную сумму знаний о работе здорового человека, но и объяснить явления, происходящие в больном организме.

Отсюда можно сделать заключение, что К. М. Быков под функцией понимает процессы, работу тела. Но разве можно отождествлять понятие «функция» с механическим понятием «работа»? По моему мнению, нельзя. Работа органов — это тренировка органа. Тренировка является важным условием в развитии функции, но она не является ее сущностью, ее содержанием. Нарушение функции в организме приводит к болезни и смерти, а наличие тренировки, т. е. повторных упражнений, — не обязательное условие жизни организма.

Х. С. Коштоянц в «Основах сравнительной физиологии» пытается дать анализ физиологических процессов. Он развивает идеи К. Бернара, изложенные в его лекциях «О жизненных явлениях, общих животным и растениям», о расчленении физиологических явлений на свойства, акты и функции. При этом Х. С. Коштоянц, по моему мнению, неправильно развивает идеи Бернара. В последнем издании своего учебника (Коштоянц, 1951) он пишет: «Под функцией надо понимать отдельные физиологические процессы, которые свойственны данной специфически дифференцированной клетке: сокращение и расслабление мускульной клетки, проведение возбуждения нервными волокнами, специальные процессы синтеза в тех или иных клетках». С таким определением функции никак нельзя согласиться. Здесь все понятия функции ограничены внутриклеточными процессами, при полном отрыве от организма, как целостного живого существа; здесь получает полный отрыв понятие функции от среды, в которой живет организм. Этого нет даже у Бернара.

Определяя свойства, акты и функции, Бернар указывал, что «свойства принадлежат протоплазме, акты и функции органам и аппаратам, т. е. совокупности анатомических частей». При этом он подчеркивал, что для осуществления функции необходимо участие деятельности множества анатомических элементов; функция, по характеристике Бернара, не есть грубая сумма элементарной деятельности клеток: эти элементы, составляющие ее деятельность, поддерживают друг друга, они находятся в гармонии и концентрированы таким образом, чтобы давать общий результат.

Более правильное определение дает Е. Б. Бабский («Физиология человека и животных», 1946); он говорит: «Функция — жизненное проявление органа или целого организма, имеющее приспособительное значение». В этом определении имеется самое главное — упоминание о целом организме и отношении организма к внешней среде. Здесь функция связывается с приспособлением как ответом организма на условия существования. Только здесь мы видим отражение основного положения И. М. Сеченова (1861): «Организм без внешней среды, поддерживающей его существование, невозможен».

Таким образом, в понимание функции необходимо входит представление о жизнедеятельности ц е л о г о организма в определенных условиях среды.

Обязательным условием функции как отправления живого организма является целесообразность ее для организма в целом, т. е. соответствие потребностям организма в данных условиях существования, ибо если действие функции протекает нецелесообразно, то нормальное течение жизнедеятельности нарушается. Иначе говоря, ф у н к ц и я — ц е л е с о о б р а з н а я р е а к ц и я живого организма, имеющая приспособительное значение при взаимодействии организма со средою.

Однако не следует отождествлять, как это делают некоторые биологи, понятия «функция» и «приспособление» (адаптация). Как совершенно правильно указывал мой учитель акад. А. Н. Северцов, «приспособление — э т о и з м е н е н и е строения и функции органов п р и и з м е н е н и и в окружающей среде» (Северцов, 1931, 1939). Функция же — жизненное проявление, реакция живого организма, целесообразно отвечающая потребности организма в д а н н ы х условиях существования, при п о с т о я н н ы х условиях деятельности организма.

Такое понимание вполне соответствует теоретическим установкам акад. И. П. Павлова. Анализируя свои опыты по изучению функции слюнных желез, он еще в 1903 г. писал, что «при наблюдении нормальной деятельности слюнных желез нельзя не быть пораженным высокой приспособленностью их работы» (цит. по Павлову, 1949, стр. 332).

В основании приспособления, по И. П. Павлову, лежит простой рефлекторный акт, начинающийся известными внешними условиями, действовавшими только на известный сорт окончаний центростремительных нервов. «Иначе обобщая, — пишет И. П. Павлов, — это специальное внешнее влияние, вызвавшее специальную реакцию в живом веществе. А вместе с тем, — подчеркивает он, — мы здесь имеем в типичной форме то, что обозначается словами приспособление, целесообразность». Именно из этого определения приспособительного значения функции И. П. Павлов и выводит свою формулировку уравновешивания — внутренней и внешней уравновешенности организма, этого основного принципа организма, и делает общее заключение, что анализ этого уравновешивания системы и составляет первейшую задачу и цель физиологических исследований.

При изучении функции необходимо еще иметь в виду другое важное положение. Говоря о функции и ее ведущем значении в индивидуальном и историческом развитии, н е л ь з я и с х о д и т ь т о л ь к о и з р е з у л ь т а т о в и з у ч е н и я в з р о с л о г о о р г а н и з м а. Всем хорошо известно, что в индивидуальном развитии преобразуется не только строение органов, но и функция. Однако при изучении функции это весьма часто

забывают, сводя проблему онтогенеза функции лишь к процессу становления дефинитивной функции. Все же процессы до действия дефинитивной функции толкуются как дофункциональные. Такая точка зрения глубоко ошибочна. Она ведет к совершенно неправильному представлению о создании нового в процессе развития и о методах управления развитием.

В настоящее время физиологами и биохимиками уделяется большое внимание изучению физиологических отправлений в онтогенезе и особенностям биохимических реакций у зародышей на разных этапах индивидуального развития. В прекрасной, правда несколько односторонней, сводке физиологических исследований о закономерностях онтогенеза нервной деятельности А. А. Волохов (1951) разбирает смену различных двигательных движений у зародышей и плодов, указывающих на последовательные ступени дифференциации нервной системы в онтогенезе. Опыт, накопленный физиологами, по изучению преобразования функции в онтогенезе представляет большой интерес. Однако он не дает биологического объяснения указанным приспособлениям функции. Ведь каждая двигательная реакция зародыша, если она даже вызвана физиологическими реакциями организма, выполняет определенную функцию как целесообразную реакцию зародыша на воздействие окружающей его среды, т. е. каждая двигательная реакция имеет в жизни зародыша определенное биологическое значение, но иное, чем у детеныша или взрослого организма. А. А. Волохов в своих интересных экспериментах вскрывает механизм действия двигательных реакций, но, к сожалению, биологическое значение вскрытых им реакций нервной деятельности остается необъясненным. Умывательные, чесательные, лизательные и отряхивательные рефлексы у зародышей до их рождения не имеют того значения, которое им присуще у детенышей после рождения и у взрослого животного. С этой стороны значительный интерес представляет предложенный П. К. Анохиным (1948, 1949) термин для определения целостного ответа организма при взаимодействии со средой — «функциональная система» как строго очерченная группа процессов и структур, объединенных для выполнения какой-либо определенной, качественно своеобразной функции организма или акта поведения. К таким функциональным системам П. К. Анохин относит локомоторные акты любого назначения: прыжок, хождение, плавание, дыхание, кашель и др. Для каждого вида животных эти функциональные системы имеют свои специфические особенности, обусловленные видовыми особенностями отношений организма к условиям существования. Особенно большое значение придает П. К. Анохин функциональным системам в процессе эмбрионального развития. Однако нельзя согласиться с этим автором в том, что эмбриогенез можно рассматривать как период подготовки приспособительных отношений организма к внешнему миру, к особенностям экологии. И. А. Аршавский, как было указано выше, ясно показал, что двигательные акты у плода в утробе матери имеют совершенно другое биологическое значение, чем эти же акты после рождения.

Выводы

1. В современной биологии изучение функции в единстве со строением имеет первостепенное значение. Однако в определении самого понятия функции нет единой точки зрения. Под функцией нужно понимать жизненные проявления, реакции живого организма, целесообразно отвечающие потребностям организма в данных условиях существования, т. е. имеющие приспособительное значение при взаимоотношении организма со средой.

2. Наиболее полно в таком дарвинистском понимании функции учение о преобразовании функций в филогенетическом развитии разработано А. Н. Северцовым и его продолжателями, исходя из представления о полиморфизме функции органов. Мультифункциональность, в понимании

А. Н. Северцова и его последователей, есть не изначальное свойство, как приписал это А. Н. Северцову Г. К. Хрущов (1953), а материалистическое, дарвинское представление о роли функции при взаимоотношении организма со средой.

3. Особенно важное значение имеет анализ преобразования функции при изучении индивидуального развития животных и растений. В течение онтогенеза, т. е. развития от половой клетки до взрослого состояния, организмы многообразно меняют условия существования, и соответственно этому многообразно преобразуются функции животных как целесообразные реакции живого организма, отвечающие условиям развития. В современной биологии вскрытию специфичности функции на отдельных этапах индивидуального развития уделяется недостаточное внимание, а ведь только понимание этой специфичности функции может дать основу для правильного построения учения о стадийности развития и овладения методами управления развитием животных и растений при их искусственном разведении.

4. Индивидуальное развитие не есть только постепенное становление строения и функции органов будущего взрослого животного — на каждом этапе развития, от яйца до взрослого состояния, организм есть живое существо, находящееся во взаимодействии с окружающей его средой. Реакции развивающегося организма и его отдельных частей при взаимодействии со средой и являются его функциями. Эти функции зародыша, личинки или плода могут выполнять отправления, ничего общего не имеющие с дефинитивными функциями взрослого или молодого организма. Однако именно эти зародышевые или личиночные функции определяют состояние, строение и дефинитивную функцию в дальнейшем развитии. При изучении преобразования функции в индивидуальном развитии исследование должно иметь характер изучения биологии развития, т. е. помимо изучения строения и физиологического отправления органа, необходим детальный анализ условий существования на всех этапах их развития. Это изучение надо начинать от возникновения половых клеток в теле родителей и далее тщательно анализировать условия оплодотворения и дальнейшего эмбрионального и постэмбрионального развития.

5. На примерах преобразования функции дыхания в ряду позвоночных животных и на примерах преобразования функции органов движения в постэмбриональном развитии в ряде стадий развития одной и той же особи перед нами раскрывается сложная картина преобразования функции органов соответственно типам преобразований, разобранным А. Н. Северцовым в его учении о принципах филогенетических изменений органов. Мы видим, что органы развивающегося зародыша заключают в себе возможности выполнения самых различных функций. Они в бо́льшей степени пластичны к преобразованиям, чем органы взрослых животных, следовательно, потенциально они более мультифункциональны, чем органы взрослых организмов. Соответственно меняющимся потребностям организма в процессе развития функции каждого органа могут меняться в самых различных направлениях. К ним приложимы от стадии к стадии все разобранные А. Н. Северцовым типы преобразования функций органов в филогенетическом развитии. С другой стороны, не только органы меняют свои функции, но и функция перемещается с одного органа на другой, соответственно наилучшим условиям для ее выполнения.

Дыхание как функция организма остается у развивающегося животного одним и тем же процессом потребления кислорода, но формы его меняются соответственно условиям развития зародыша и потребностям организма. При этом в преобразовании функции дыхания наблюдается в широкой степени явление субституции функции. У рыб намечается следующая последовательность форм дыхания в онтогенезе: дыхание всей поверхностью тела, через желточное кровообращение, различные компенсаторные органы дыхания (плавники непарные, парные и др.), наружное

жаберное и дефинитивное оперкулярное. У амфибий имеется сходная, но усложненная последовательность форм дыхания: всей поверхностью тела, через желточное кровообращение, наружные жабры, плавниковое дыхание, внутренние жабры, легочное дыхание, кожное дыхание. У амниот происходит полная перестройка форм дыхания: всей поверхностью тела, путем желточного кровообращения, аллантоидное, легочное.

В онтогенезе органов движения находят широкое применение явления смены функции и других преобразований. У четвероногих (Quadrupeda) в постэмбриональном преобразовании функции движения наблюдается рекапитуляция филогенетических преобразований форм движения от стопохождения к пальце- и фалангохождению, по принципу фиксации фаз А. Н. Северцова (1939). У пальцеходящих млекопитающих (Felidae, Canidae) детеныши после рождения при ходьбе опираются на всю стопу, как стопоходящие животные, и лишь постепенно у них развивается пальцехождение. У птиц птенцы в гнезде опираются на цевку, как «стопоходящие» животные, а затем уже становятся пальцеходящими. У чистиковых птиц (Alcidae) опора на всю цевку остается у взрослых как приспособление к жизни на скалах.

Литература

Анохин П. К., 1948. Системогенез как общая закономерность эволюционного процесса, Бюлл. эксперимент. биол. и мед., т. XXVI, вып. 2.—1949. О решающей роли внешних факторов, Усп. совр. биол., т. XXXI, вып. 4.

Аршавский И. А., 1946. О физиологическом значении и механизме регуляции внутриутробных дыхательных движений, Физиол. журн. СССР, т. XXXII, вып. 4.—1948. Физиологические механизмы преобразования функции в онтогенезе (на примере смены типов функционирования дыхательной системы), Журн. общ. биол., т. IX, № 1.—1952. Проблема специфичности в связи с анализом механизмов преобразования функции в процессе онтогенеза, Усп. совр. биол., т. XXXIV, вып. 3(6).

Банников А. Г., 1948. О сезонных изменениях дыхательной функции кожи, ДАН СССР, т. LIX, № 5.

Вернидуб М. Ф., 1951. Морфо-физиологические этапы в развитии яиц и личинок рыб и их значение для рыбоводства, Уч. зап. ЛГУ, № 142, Серия биол., вып. 29.

Волохов А. А., 1951. Закономерности онтогенеза нервной системы, Изд-во АН СССР.

Дорн А., 1875. Происхождение позвоночных животных и принцип смены функций (цит. по изд. 1937 г., Биомедгиз, М., перев. и предисл. И. И. Шмальгаузена).

Карташев Н. Н., 1950. Материалы по биологии развития чистиковых птиц Восточной Атлантики (автореф. канд. дисс.), МГУ.

Клевяненко Б. Г., 1956. Закономерности приспособительных преобразований суставов конечностей млекопитающих, Зоол. журн., т. XXXV, вып. 3.

Коржуев П. А., 1941. Потребление кислорода икрою и мальками осетра (Ac. güldenstädti) и севрюги (Ac. stellatus), Изв. АН СССР, отд. биол. наук, № 2.

Крыжановский С. Г., 1933. Органы дыхания личинок рыб и псевдобранхия, Тр. лабор. эвол. морфол., т. 1, вып. 2.—1949. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб, Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, вып. 1.

Матвеев Б. С., 1939. Закономерности эволюционной морфологии и дарвинизм, Зоол. журн., т. XVIII, вып. 4.—1940. О смене функции и других типах преобразования формы и функции органов в онтогенезе, Журн. общ. биол., т. 1, № 3.—1953. О биологических этапах в постэмбриональном развитии осетровых рыб, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 2.

Махотин А. А., 1940. Взаимоотношение типов филогенетического и онтогенетического изменения органов, ДАН СССР, т. XXVI, № 1.

Машковцев А. А., 1935. Роль функции при развитии органов позвоночных животных, Тр. лабор. морфол. АН СССР, т. II.

Познанин Л. П., 1938. Материалы по онтогенетическому развитию дятлов (Picidae), Зоол. журн., т. XVII, вып. 2.

Медведев Л., 1937. Сосуды хвостового плавника личинок амфибий и их дыхательная функция, Зоол. журн., т. XVI.

Северцов А. Н., 1939 (Иена, 1931). Морфологические закономерности эволюции (цит. по Собр. соч., Изд-во АН СССР, 1945, т. V).

Сергеев А. М., 1943. Эволюция эмбриональных приспособлений рептилий, Изд-во «Сов. наука», М.

Солдатова А. Н., 1948. Органы дыхания личинок бесхвостых амфибий (диплом. работа), МГУ.

Шмальгаузен О. И., 1955. Эколого-морфологические особенности в развитии жаберного аппарата личинок волжского осетра, ДАН СССР, т. С, № 4.

Шмидт Г. А., 1936. Закономерности смены типов эмбриональных приспособлений, Биол. журн., т. 5, № 4. — 1951. Эмбриология животных, т. I, Изд-во «Сов. наука», М.—1953. То же, т. II.
Kleinenberg N., 1886. Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus, Zschr. f. Wissensch. Zool., Bd. XLIV.
Plate L., 1912. Descendenztheorie, Handwörterb. d. Nat., Jena. — 1924. Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre, II, 124.
Remane A., 1956. Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik, 2. Aufl., Leipzig.

ON THE TRANSFORMATION OF FUNCTION IN THE ONTOGENY OF ANIMALS

(THE ROLE OF THE A. N. SEWERTZOFF'S DOCTRINE ON THE TYPES OF PHYLOGENETIC CHANGES OF ORGANS IN THE STUDY OF ONTOGENY)

B. S. MATVEIEV

Chair of Vertebrate Zoology of the Moscow State University. Institute of Animal Morphology of the Academy of Sciences of the USSR

Summary

1. In the modern biology the study of function in the entity with the structure is of primary importance. But there is no general viewpoint concerning the definition of the conception of the function. One has to regard as the function the reactions of the living organism expediently meeting the organism requirements under the given conditions of existence, i. e. reactions of the adaptive importance in the interrelations between the organism and its environment.

2. The doctrine of the function transformation in the phylogeny is the most completely developed by A. N. Sewertzoff and his followers, using the conception of the function polymorphism of the organs. Multifunctionality, in the conception of A. N. Sewertzoff and his followers, is not an innate property, as G. K. Khrushchov (1953) ascribed to A. N. Sewertzoff, but a materialistic, darwinistic conception on the role of function in the interrelations between the organism and the environment.

3. Of a peculiar importance is the analysis of the function transformation in the study of the ontogeny of the animals and plants. Throughout the ontogeny, i. e. of the development from the gonad to the adult stage, organisms variously change the environmental conditions and, correspondingly, the functions of the animals undergo multiple transformations as the expedient reactions of the living organisms, meeting the developmental conditions. The elucidation of the function specificity at the single stages of the ontogeny receives not enough attention in the modern biology. Only the understanding of this function specificity may give ground to the sound construction of phasic development doctrine, and to mastering the methods of governing the animal and plant development in artificial breeding.

4. Ontogeny is not only the gradual formation of the structure and function of the organs in the adult animal — at each developmental stage, from the egg to the adult, organism is a living being, interrelating with its environment. Responses of the developing organism and its single parts to the environment are its functions. These functions of the embryo, larva or the foetus may realize the functions, having nothing in common with the definitive functions of the adult or young organism. It is just these embryonic or larval functions which determinate the state, structure and definitive function in the succeeding development. Studying the function

transformation in the ontogeny one has to study the biology of development, i. e., along with the study of the structure and physiological functions of an organ, to carry out the detailed analysis of the conditions of their existence at all the developmental stages from the conditions of the gonad rise in the parental organism, and of the fertilization conditions, as well as of the further embryonic and post-embryonic development.

5. On the example of the respiratory function transformation in the vertebrates and of the function transformation of the locomotory organs in the post-embryonic development in a number of the developmental stages of one and the same specimen one may see a complex transformation picture of the function of the organs accordingly to the transformation types analyzed by A. N. Sewertzoff in his doctrine on the principles of the phylogenetic changes of organs. It is to be seen that the organs of a developed embryo comprise the possibilities to perform various functions. The organs of the embryo are more plastic to transformations than the organs of the adult animals, therefore the former are potentially more multifunctional than the latter. The functions of each organ may change in different directions according to the requirements of the organism altering during the developmental process. The types of the function transformation in the ontogeny, analyzed by Sewertzoff, hold for the function of each organ developing from stage to stage. On the other side, not only the organs alter their functions, but a function passes from one organ to the other, according to the most favourable conditions of its realization.

Respiration as a functional process remains in the developing animal one and the same process of oxygen consumption, but its forms are being changed according to the developmental conditions of the embryo and to the organism requirements. In the transformation of the respiratory function the phenomenon of the function substitution is to be found to a high degree. The following succession of respiratory organs is observed in the ontogeny of fish: respiration by the whole body surface, by the blood circulation of the yolk, by different compensatory respiratory organs (unpaired fins, paired fins, etc.), external respiration by the gills and the definitive opercular respiration. In the amphibians a similar, but more complex succession of the respiratory organs is to be found: the whole body surface, blood circulation of the yolk, external gills, fins, internal gills, pulmonary respiration, skin respiration. The whole change of the form of respiration is to be found in the amnyots: respiration by the whole body surface, blood circulation of the yolk, allantois, the lungs. The phenomena of the function change and other transformations are to be found in the ontogeny of the locomotory organs. In the post-embryonic transformation of the locomotory function the recapitulation of the phylogenetic transformations of the mode of locomotion, from the plantigradity to the digity- and phalangigradity, according to the Sewertzoff's principle of the phase fixation (1939) is to be observed in the Quadrupeda. The young of the digitigrade mammals (Felidae, Canidae) are stepping on the whole sole after their birth, as the plantigrade animals, and the digitigradity develops only gradually. The nestlings in the nest are stepping on the tarsometatarsus like the «plantigrade» animals, becoming digitigrade only later. In the Alcidae the stepping on the whole tarso-metatarsus is also preserved in the adults as the adaptation to the dwelling on the rocks.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVI 1957 ВЫП. 1

НЕКОТОРЫЕ СООБРАЖЕНИЯ О СОДЕРЖАНИИ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ МОРФОЛОГИИ

В. Г. КАСЬЯНЕНКО

Институт зоологии АН УССР

Известно, что морфология начала свой путь развития в то время, когда физиологии как самостоятельной науки еще не существовало. Анатомам приходилось решать вопросы и строения и отправлений органов и систем. Соответственно именовались и первые кафедры в Академии наук и университетах. Так, в учрежденной Петром Первым Российской Академии наук одной из первых была создана в 1726 г. кафедра анатомии и физиологии. В Петербургской Медико-хирургической академии и в Киевском университете такая кафедра называлась кафедрой физиологической анатомии. Характерно, что одно из первых русских руководств по анатомии человека, составленное харьковским анатомом Петром Нарановичем (1850), было озаглавлено «Анатомико-физиологическое описание органов тела человеческого». А тридцатью годами раньше в Лондоне вышло пособие, посвященное одной из систем, озаглавленное еще шире: «О строении, физиологии и болезнях костей» (J. Wilson, 1820). Известно, что автором первого научного сообщения по физиологии в России был анатом Вейтбрехт (1742), посвятивший свой труд функциональному анализу костно-мышечной системы.

Первым русским профессором физиологии был анатом П. А. Загорский (1764—1836). Учитель И. П. Павлова Ф. В. Овсянников, создавший первую физиологическую школу в Казани (1827), был морфологом, работавшим в области гистологии и эмбриологии вместе с А. О. Ковалевским [1].

Характерно, что среди руководителей анатомо-физиологических кафедр мы видим не только анатомов, но и математиков. Именно математики (и у нас и за рубежом) были одними из первых, кто смело взялся за решение вопросов функции органов. И в дальнейшем мы не раз встречаем имена математиков среди первооткрывателей функции (механики) тех или иных органов.

Неаполитанский профессор математики Борелли (J. A. Borelli, 1685) является автором первой монографии, посвященной функциональному анализу движений человека и животных. Математик Даниил Бернули, имевший, правда, и врачебное образование, занял в 1726 г. первую кафедру анатомии и физиологии в Российской Академии наук, и ему принадлежат исследования и о дыхании, и о «кораблевании», и труды по механике. А вторым руководителем той же кафедры, сменившим Бернули, был выдающийся математик Леонард Эйлер, автор труда о движении крови в сосудах.

---

[1] Одним из его первых трудов было «Анатомико-физиологическое исследование селезенки» (1860).

Роль математиков в развитии учения о функции органов человека и животных, безусловно, значительна. Если бы на докладе немецкого анатома Мейера (H. Meyer, 1865) не присутствовал швейцарский математик Кульман со своими учениками, то мы, возможно, долго бы еще пребывали в неведении о механике костных структур. Да и ряд других спорных вопросов, касающихся функции отдельных тканей и органов человека и животных, анатомами решался не без участия математиков (из двух знаменитых братьев Вебер один был анатомом, другой — математиком; П. Ф. Лесгафт ряд функциональных задач в анатомии решал совместно с математиком И. П. Довбней).

В отдаленном прошлом исследователи строения тела человека и животных решали одновременно и вопросы отправления органов. Достаточно вспомнить имена и труды первооткрывателей и реформаторов в области анатомии и физиологии человека и животных — Леонардо да Винчи (1452—1519) и Везалия (1514—1564).

Леонардо да Винчи увлекался анатомией не только как художник — он стремился глубоко осмыслить строение тела человека и животных. Сопоставляя одноименные органы различных животных, он изучал мышцы четырех-, пяти- и однопалых животных, человека и обезьяны в покое и в движении. Он интересовался также возрастными изменениями органов. Одной из главных целей его было познать возможно глубже функцию органов. Для этого он сравнивал мышцы языка человека и дятла, скелет руки человека и крыла птиц, намного опередив в последнем отношении Амбруаза Паре (1517—1590).

Леонардо да Винчи писал, что анатомические исследования не могут быть отделены от изучения функций, которым подчинены анатомические части. Именно поэтому его интересовали перистальтика кишок и работа пищеварительных желез при изучении их строения; зависимости между строением сердца, кровообращением и строением сосудистой системы; взаимодействие мышц и скелета.

Все это и дает право признать Леонардо да Винчи первым реформатором анатомии — предшественником Везалия, родившегося, как известно, за 5 лет до смерти Леонардо да Винчи.

Анатомия Везалия буквально пронизана мыслью о функции описываемых им органов тела человека. Он уже рекомендует в дополнение к рассечению трупов животных пользоваться вивисекцией и описывает ряд собственных опытов по изучению работы мышц и механизма сердечной деятельности.

Известно, какое влияние на дальнейшее развитие морфологии и биологии вообще оказало учение Ж. Кювье о неразрывной связи между строением и отправлением органов, о формирующем значении функции, изучение которой необходимо для понимания формы; о функциональном единстве организма как целостной системы, все части которой пребывают в состоянии теснейшей взаимозависимости.

Аналитическому естествознанию в целом неоднократно и заслуженно бросали упреки в отсутствии теоретических обобщений, в отсутствии мысли. Уже начиная с конца XVIII в. к описательным наукам прогрессивное общество относилось с явной иронией, а описательную анатомию кое-кто считал почти не имеющей оснований именоваться наукой. Достаточно вспомнить уничтожающее определение аналитического метода, которое Гёте вложил в уста Мефистофеля, переодетого Фаустом и поучающего его ученика:

«Живой предмет желая изучить,
Чтоб ясное о нем познанье получить, —
Ученый прежде душу изгоняет,
Затем предмет на части расчленяет
И видит их, да жаль: духовная их связь
Тем временем исчезла, унеслась!».

Гёте (1742—1832) считал, что в морфологии речь должна идти не о статической форме, а о форме как о ступени (фазе) образования, о форме как процессе.

У нас против безыдейного разложения природы выступил В. Ф. Одоевский (1844) в произведении «Русские ночи», прозвучавшем как протест против утраты в науке представления о жизни и живых существах как о чем-то едином целом.

Со второй половины XIX столетия под влиянием прогрессивных идей эволюционного учения Дарвина начинается «век» синтеза в биологии, когда форма, по образному выражению К. А. Тимирязева, предстала перед глазами прогрессивных биологов-материалистов «...как явление, как нечто не просто от века существующее, а непрерывно образующееся». И в этом огромная заслуга отечественных биологов, и прежде всего К. А. Тимирязева, братьев Ковалевских, И. М. Сеченова, И. И. Мечникова, И. П. Павлова, И. В. Мичурина, А. Н. Северцова и их учеников и последователей. Благотворное влияние этих передовых ученых сказалось на всех разделах морфологии и на физиологии, обеспечив ведущее место этим наукам далеко за пределами нашей Родины.

Вместе с тем, отдавая должное синтезу в морфологии, мы считаем необоснованным часто раздававшееся в последние годы утверждение, будто описательная или тем более сравнительная анатомия исчерпали себя как науки.

В своем докладе «Проблемы морфологии» акад. Е. Н. Павловский (1953) высказал критические замечания в адрес тех, кто пытается противопоставить морфологии, как чему-то второстепенному, физиологию и описательной анатомии, как отжившей свой век, — экспериментальную морфологию. И ту, и другую точку зрения в их голых формулировках акад. Е. Н. Павловский с полным основанием считает несостоятельными и несправедливыми.

Итоги работы анатомов, гистологов и эмбриологов, подведенные на последних съездах у нас и за рубежом, свидетельствуют о том, что пока существует прогресс в области техники, возможности анатомии, в том числе и описательной, неисчерпаемы. По сути дела, только недавно началось при помощи современной оптики и методов макро- и микроисследования проникновение в тончайшие, не изведанные еще детали строения организма, знание которых крайне необходимо для более глубокого понимания нормальных и патологических процессов, происходящих в теле человека и животных.

Совершенно излишне говорить о широчайших возможностях сравнительной анатомии. Ведь в отношении знаний о ряде систем органов мы не очень далеко ушли от тех исходных и крайне недостаточных представлений, которые созданы были в далеком прошлом и сегодня удовлетворить нас уже никак не могут. Это касается даже таких относительно наиболее хорошо изученных позвоночных, как млекопитающие. Еще меньше сделано в области сравнительной гистологии и сравнительной эмбриологии позвоночных. Есть две крайности, которых современным морфологам следует опасаться, — это голое описание формы, лишенное идеи и какого бы то ни было интереса к функции, и голое экспериментирование в отрыве от глубокого представления о форме и ее истории. К. А. Тимирязев, будучи горячим поборником и одним из основоположников экспериментальной морфологии, по этому поводу писал: «Признавая вполне могущество экспериментального метода, мы в то же время сознаем, что его одного недостаточно для объяснения всей совокупности явлений, совершающихся в организме, что для этого необходимо еще возможно более полное восстановление их исторического прошлого». Исходя из этого, К. А. Тимирязев и ставил перед экспериментальной морфологией, призванной вскрывать формообразовательные процессы, три подчиненные друг другу задачи: морфологическую (выяснение последовательности усложнения формы),

историческую (исторический процесс сохранения полезных и уничтожения вредных изменений) и физиологическую.

Пожалуй, уместны опасения, высказанные в одном из номеров «Ученых записок МГУ» [2], что сейчас, при очень большом распространении экспериментального метода в биологии, молодые ученые охотно становятся экспериментаторами, иногда презирая простые наблюдения, но они часто забывают, что для правильной постановки эксперимента, даже для правильного предварительного представления о том, чего можно ждать от эксперимента, важно глубоко знать строение организма, а это дается наблюдением.

Безусловно, многое можно сделать в отношении изучения взаимоотношений между формой и функцией в свете их истории, применяя метод косвенных доказательств (сравнительная морфология) и метод прямой исторической документации (сравнительная эмбриология и палеоморфология). К тому же не вызывает сомнения, что составить представление об истории функции многих макро- и микроструктур можно преимущественно — или даже исключительно — косвенным путем. Так, например, современное представление о функции органов костно-мышечной системы, и в частности об эволюции и функции органов движения, основывается исключительно на данных анатомии, сравнительной анатомии или палеоморфологии (труды К. Гегенбаура, Л. Рютимейера, В. О. Ковалевского, Г. Осборна, А. Н. Северцова, Л. Фика, Р. Фика, П. Ф. Лесгафта, Г. Штрассера, Г. Брауса, Р. Шмальца, П. Колда и др.). Особенно многое сделано в этом отношении в области эволюционной морфологии создавшим это направление акад. А. Н. Северцовым. Установленные им морфологические закономерности эволюции нашли своё конкретное отображение в морфобиологической теории эволюции и теории филэмбриогенеза. Большое влияние на дальнейшее развитие идеи синтеза в морфологии и эволюции функций оказали классические труды самого А. Н. Северцова и его учеников (М. М. Воскобойникова, акад. И. И. Шмальгаузена, Б. С. Матвеева, С. Н. Боголюбского, В. В. Васнецова, С. В. Емельянова, С. Г. Крыжановского, С. А. Северцова, Б. А. Домбровского и др.). Эрнст Геккель (1886) в свое время пришел к выводу, что изменения, которые мы можем установить путем наблюдений и опыта, составляют лишь ничтожную частицу бесконечных исторических превращений форм, и предложил классический метод тройного параллелизма для освещения исторических фактов косвенным, морфологическим путем. При этом он высказал убеждение, что морфология, владея сравнительным и историческим методом, за последние десятилетия (конец XIX столетия) значительно опередила физиологию в деле изучения эволюции функций. И это понятно, так как физиология не пользовалась ни тем, ни другим методом.

Совершенно очевидно, что без изучения филогении животного мира невозможно было бы дальнейшее развитие эволюционного учения. Конкретизируя эту мысль, высказанную в свое время А. Н. Северцовым, акад. Л. А. Орбели (1942) считает, что, подобно своей сестре — сравнительной анатомии, сравнительная физиология изучает эволюцию функций в филогенезе.

Известно, что частная физиология органов движения и костно-мышечной системы вообще является главным образом объектом исследования морфологов. Но им принадлежат также ценные разработки функций органов и ряда других систем. В этом отношении заслуживают особого упоминания исследования коллективов киевских сравнительных анатомов под руководством М. М. Воскобойникова (функциональная морфология респираторного аппарата круглоротых и рыб) и Б. А. Домбровского (биоморфология респираторной и вообще вентральной туловищной мускулатуры наземных позвоночных).

---

[2] Статья А. Д. Некрасова (1946) об А. О. Ковалевском.

Большие успехи достигнуты также путем применения макро- и микроанатомической методики в расширении современных представлений о макро-микроанатомии периферической нервной системы (В. П. Воробьев и его школа); о структуре лимфатических сосудов, и в частности капилляров (Д. А. Жданов, М. С. Спиров и их ученики); о макро-микроструктуре пищеварительных желез (Р. Д. Синельников и его ученики); о нервной периферии, в особенности о межнейрональных связях (Б. А. Долго-Сабуров). Получены новые данные о функции отдельных мышц посредством электромиографии и электрической стимуляции мышц электродами[3]; о строении и функции сердечной мышцы путем послойного анализа миокарда (W. Koch, 1922; A. Benninghoff, 1931); о строении и функции мускульных стенок яйцепровода и матки (K. Kipfer, 1950); о строении органов суставов (A. Benninghoff, 1922—1939; Alb. Policard, 1936; Edlung, 1949; E. Th. Nauck, 1927, и др.).

Прав К. А. Тимирязев, утверждавший, что анатомия человека и животных никогда не отрешалась от физиологической точки зрения и только немногие органы анатомам пришлось изучать, не понимая их функции.

Однако как бы ни были широко использованы все доступные методы морфологического исследования, таким путем можно получить лишь косвенное представление о функции органов. Вот почему современные морфологии уже не довольствуются выводами, полученными при исследованиях на труппах, и все шире и смелее переходят к проверке анатомических данных на живом организме.

Известно, что уже в прошлом столетии отдельные морфологи успешно применяли по ходу своих исследований опыты. Так, первый профессор натуральной истории и сравнительной анатомии Московского университета Г. И. Фишер фон-Вальдгейм (1806) сопровождал свои сравнительно-анатомические исследования рядом опытов, которые должны были помочь выяснить функцию органов дыхания животных, плавательного пузыря рыб и т. п.

Основатель кафедры гистологии Московского университета А. И. Бабухин (1865) положил начало функциональному направлению в гистологии и эмбриологии своими исследованиями о роли блуждающего нерва, об электрических органах рыб и др.

Среди зарубежных анатомов прошлого столетия особого упоминания в этом отношении заслуживают Людвиг Фик, Альб. Моль, М. Гильдебранд, В. Брауне и О. Фишер, В. Генке и К. Рейер, которые пришли к твердому убеждению о необходимости экспериментальной проверки функциональных выводов, получаемых морфологическим путем.

В России конец прошлого и начало нынешнего столетия увенчались в этом отношении блестящими работами П. Ф. Лесгафта и его учеников (В. О. Попова, А. И. Селицкого, А. Б. Дронзика, М. Г. Ячмонина, А. А. Кадьяна и др.), чьи классические анатомические исследования сопровождались целенаправленными опытами на животных и использованием клинического материала. Опыты П. Ф. Лесгафта, так же как и у Фика, имели проверочный характер и обогащали выводы, сделанные предварительно, путем применения анатомических методов исследования и попутных наблюдений на живом.

В последующие годы как отечественные, так и зарубежные анатомы нередко прибегали для подтверждения своих теоретических построений к опытам, которые в большинстве случаев имели острый (хирургический) характер. Они заключались в частичном или полном удалении, а также перемещении различных органов с целью проследить влияние исключенной или замененной функции на строение и отправление оперированных или

---

[3] Начало определению функций мышц при помощи электродов, как известно, положил Дюшен (Duchénne de Bulogne, 1862).

смежных органов [например, опыты по изучению строения органов костно-мышечной системы Беннингоффа (A. Benninghoff, 1925—1942), Рейнгольда Фика (Reinh. Fick, 1922), Кромпешера (S. Crompecher, 1955); функциональные исследования морфологов Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова (труды В. Н. Тонкова и его школы, посвященные изучению потенциальных возможностей сосудистой периферии к перестройке)].

Над функциональным освещением костно-мышечной системы работают морфологи Естественно-научного института им. П. Ф. Лесгафта и Института зоологии АН УССР. В результате этих морфологических исследований, сопровождаемых опытами, выяснен ряд важных вопросов о функции отдельных органов, о характере их приспособительных изменений, коррелятивных и компенсаторных реакций тканей и органов на различные нагрузки, на измененные условия внешней среды.

Большую роль сыграли также опыты на животных в гистологических исследованиях отечественных и зарубежных морфологов, особенно для освещения пограничных областей микроскопической анатомии в норме и патологии (вопросы развития, роста, питания, иннервации тканей и органов, а также проблемы цито- и эмбриогенеза).

Наряду с оригинальными исследованиями в этом направлении, посвященными частным вопросам, появились первые руководства по физиологической гистологии — Поликарда (Alb. Policard, 1934) и по функциональной эмбриологии — Петера (K. Peter, 1947). Функциональная гистология и эмбриология развиваются как неотъемлемые и важнейшие разделы сравнительной и эволюционной морфологии, служа одновременно целям и задачам сравнительной и эволюционной физиологии.

Таким образом, современными анатомами, гистологами и эмбриологами все более широко используются не только наиболее совершенные методы морфологического исследования (макро- и микроанатомическая методика, рентген, киносъемка, радиография, осциллография), но и непосредственные наблюдения и опыты на живых животных — как хронические, без оперативного вмешательства (главным образом тренировочные), так и острые.

Такие опыты, например, применимы в морфологии при изучении внешних покровов, органов чувств, органов костно-мышечной системы, при решении вопросов развития и роста организма и объяснения специфических особенностей тончайшего строения различных тканей и органов. Наряду с детальными морфологическими исследованиями, они должны дать исчерпывающие ответы на волнующие нас вопросы взаимоотношений организма и среды, формы и функции в процессе филогенеза и индивидуального развития. Именно такие ответы получены в последние десятилетия отечественными и зарубежными морфологами при исследованиях строения и функции органов движения, сосудистой, нервной и других систем.

В то же время, знакомясь с литературой, вышедшей в последние годы за рубежом, нельзя не обратить внимание на тот факт, что, наряду с такими фундаментальными работами по функциональной морфологии, как исследование локомоторных адаптаций Смиса и Севиджа (J. M. Smith a. R. J. G. Savage, 1956), движений у прыгающих грызунов — Хоуэлла (A. Br. Howell, 1932) и др., из печати вышло большое количество «функциональных» работ, которые снабжены совершенно не отвечающими содержанию заглавиями. Это, к сожалению, не может не компрометировать прогрессивное направление в морфологии и не дезориентировать читателя, особенно молодого.

Я позволю себе привести некоторые примеры. Сравнительно недавно вышли из печати два труда, озаглавленные «Функциональная анатомия млекопитающих». Автором одного из них является Лич (W. Leach, 1946), авторы другого — Тейлор и Вебер (W. T. Taylor a. R. Weber, 1951). В оригинале первый имеет название «Functional anatomy of the mammal», второй — «Functional mammalian anatomy». Общим для обоих является то,

что в них излагается описательная анатомия кошки, сравниваемой... с человеком. Никакого отношения к функциональной анатомии они не имеют, если не считать наличия в них обычных для описательной анатомии приемов описания функций мышц и некоторых других органов, изложенного к тому же весьма поверхностно и неоригинально. По сути те же данные, но под более скромным заглавием были опубликованы в «Анатомии кошки» Рейнгардом и Дженнингсом (J. Reinhard a. H. Jennings) в 1951 г., а также в ряде других руководств (Ф. Лесбр, П. Мартин, В. Элленбергер и Г. Баум и др.).

Не больше можно сказать и о труде Кребба (E. Crabb, 1946), озаглавленном «Принципы функциональной анатомии кролика». В действительности речь в ней идет об обычной описательной анатомии кролика, к тому же производящей впечатление студенческого компендиума.

Вышедшая в 1950 г. в Нью-Йорке солидно оформленная «Функциональная анатомия позвоночных» Квайрина (D. P. Quiring) является не чем иным, как краткой описательной анатомией различных позвоночных по классам и системам, с еще более краткими (до конспективности) и искаженными сравнительно-анатомическими и физиологическими справками. Примером антинаучности некоторых из этих «справок» может служить сравнение (в тексте и схемах) тела животного — на примере рыбы, аллигатора, лошади... и человека — с прозрачным цилиндром или веретенообразным сосудом, наполненным жидкостью и облучаемым «животворными» лучами солнца. Можно было бы привести немало примеров журнальных статей по анатомии отдельных органов животных и человека, озаглавленных так же неудачно, как «функциональные» исследования, хотя в них, в лучшем случае, речь идет о возрастном сопоставлении или о тонкой структуре органа на одном объекте, с попыткой умозрительных заключений о функции [например журнальные статьи Шрейбера (H. Schreiber, 1932), Генкеля (K. Henkel, 1932), Шенкера (J. Schenker, 1950) и др.]. Подобное же расхождение между заглавием и содержанием работы можно встретить порой и у кое-кого из отечественных авторов. Ничем не оправдано также определение «функциональные структуры» (W. Roux, A. Benninghoff и др.), поскольку нефункционирующих структур не существует в природе.

Эти и другие, подобные им, факты лишний раз свидетельствуют о необходимости внести ясность в вопрос, что же следует именовать «функциональность морфологией». Назрела необходимость навести вообще порядок в терминологической путанице при определении различных направлений в морфологии — в путанице, может быть, и не столь опасной, если учесть, что она касается в большинстве случаев не столько содержания науки, сколько терминов.

В 60—80-х годах прошлого столетия под влиянием развития клеточной теории, успехов эмбриологии и вообще биологии, а также медицины, предъявлявших все более широкие требования к морфологии, среди морфологов возникло горячее стремление не только описать, но и понять форму. Начались поиски наиболее прямых путей от поверхностных умозрительных заключений о функции отдельного органа на основании его строения к «мыслящей» анатомии, под которой Йоган Мюллер понимал анатомию, изучающую строение организма в причинном, сравнительном, историческом и функциональном отношениях. Прогрессивную роль в этом отношении сыграли такие направления в морфологии, как филогенетическое (К. Гегенбаур), эмбриологическое (А. О. Ковалевский, И. И. Мечников) и эволюционное (А. Н. Северцов), которые не только обогатили сравнительную морфологию новыми фактами, но и внесли неоценимый вклад в дело осмысливания и обобщения фактического материала, накопленного морфологией в прошлом.

Появились определения «экологическая» (учет среды обитания), «этологическая» (учет образа жизни животного), «физиологическая» анато-

мия[4]. Бёкер предложил своеобразную «биологическую анатомию» (H. Böker, 1922), а несколько позже — «биологическую морфологию» (H. Böker, 1924), охватывающую, по его замыслу, все три указанные разделы анатомии. Однако серьезным недостатком положений Бёкера было то, что он мыслил себе изучение организма путем сопоставления не гомологичных, а аналогичных органов.

Неф (A. Naef, 1939) противопоставляет «системной» морфологии, базирующейся на этнологическом принципе, «динамическую», как изучающую анализ функций.

А. Бенингофф (1942), считая, что деление биологии на морфологию и физиологию имеет внешний, формальный характер, предложил изучать форму и функцию вместе, под флагом «морфо-функционального учения» (Formfunktionlehre).

Особого внимания заслуживает деление, выдвинутое Г. Браусом, который предлагает различать: функции, изучаемые морфологами, — «Gestaltfunktionen» и функции, изучаемые физиологами — «Betriebsfunktionen», касающиеся физической и химической природы формы, изучаемой вне формообразовательных процессов. Однако вряд ли может вызвать сомнение тот факт, что и «физиологические» функции связаны в конечном итоге с определенными морфологическими признаками, только, может быть, не всегда легко улавливаемыми. Поэтому не стоит противопоставлять морфологические функции физиологическим. Следует сказать, что во многих определениях, предложенных разными авторами, есть много общего и почти в равной степени нерационального.

Функциональную морфологию — так, как мы ее себе представляем, — следует охарактеризовать как морфологическую науку, охватывающую прежде всего основные проблемы сравнительной и эволюционной морфологии. Изучая взаимоотношения формы и функции организма и среды в историческом разрезе, она пользуется, наряду с косвенными доказательствами эволюции органов и систем, прямой исторической документацией.

Решая эти задачи в основном методами морфологического исследования, функциональная морфология применяет также наблюдения и опыты на живых животных, в естественных или приближенных к ним условиях. При этом для создания более полного представления об организме как целом исследуются сложные взаимоотношения не только между системами, но и между органами в пределах систем и между системами в пределах органа (например, характер адекватных приспособительных изменений в кровоснабжении и иннервации органа при изменении его функции).

Исключительно важное значение при установлении характера и направления исторически меняющихся соотношений между функцией и формой имеют теоретические положения Ч. Дарвина, А. Дорна и А. Н. Северцова о мультифункциональности органов, или о полиморфизме функций.

Анализируя зависимости между главной и второстепенными функциями и определяя сложный и неодинаковый характер их формирующего воздействия на орган, мы выясняем исторические пути его преобразования. Для более глубокого понимания организма как целого особенно важен при этом учет сочетанных изменений в пределах систем и аппаратов.

Вскрывая тончайшие зависимости между строением и отправлением органов в онто- и филогенезе, морфолог устанавливает характер их преобразований при смене функций, вызванной переходом животного в иную среду и к иному образу жизни. Эти данные приобретают еще бóльшую убедительность, будучи подкреплены опытом.

---

[4] Особый интерес представляет экологическая морфология, развиваемая в Институте им. П. Ф. Лесгафта И. Д. Стрельниковым и учитывающая и среду обитания и образ жизни животного. Используя многовековой «опыт» природы при освещении функции и ее эволюции, И. Д. Стрельников и его ученики применяют также проверочные лабораторные эксперименты и морфологический контроль.

Исследованиями советских морфологов, ведущимися в этом направлении, решен ряд важных вопросов, освещающих частную и групповую функцию скелетных мышц; строение, эволюцию и функцию суставов; питание и иннервацию органов в связи с различной их функцией. Пролит новый свет на характер сочетанной перестройки отдельных органов и систем в процессе эволюции в связи с меняющимися условиями внешней среды и нагрузки. Получены ценные данные о направлениях и характере перестройки органов в процессе индивидуального развития при изменении в опыте обычных условий соотношения организма и среды. При этом выясняются потенциальные возможности органов костно-мышечной, сосудистой и других систем к перестройке.

Результаты этих и других исследований в области функциональной морфологии представляют значительный теоретический интерес, а также весьма ценны для различных разделов зоологической науки (систематика, экология, палеозоология), для теоретической и клинической медицины, для исследователей, работающих в области направленного воспитания животных.

В интересах дела нам кажется целесообразным различать четыре основных направления в морфологии. Описательная морфология отвечает главным образом на вопросы «что?» и «как?» (устроено). Сравнительная морфология, коль скоро она пользуется историческим методом, является по содержанию эволюционной и отвечает, кроме того, на вопросы «откуда?» и «почему?» (основываясь на косвенных, но во многих случаях — точных доказательствах, она пытается также ответить на вопрос «для чего?»). Функциональная морфология, стремясь познать организм как целое путем функционального анализа органов и систем, применяет проверочный эксперимент с целью исключить сомнения при морфологическом освещении вопросов «почему?» («каковы пути эволюции?») и «какова функция?». Наконец, экспериментальная морфология, интересуясь главным образом вопросами морфогенеза как динамики становления организма, изучает факторы его формирования экспериментальным путем. Она по своим методам наиболее близка к физиологии.

Как бы ни были различны содержание и методы этих четырех основных направлений в морфологии, ясно одно, что в настоящее время нет морфолога, который бы ограничивал свои интересы поисками ответов на вопросы исключительно описательного характера. И можно с уверенностью сказать, что идеи синтетической функциональной морфологии становятся понятными все более широкому кругу морфологов и весьма близки к идеям сравнительной и эволюционной физиологии.

В связи с вопросом взаимоотношений формы и функции в свете их эволюции необходимо заострить внимание еще на одном важном в идеологическом отношении вопросе. Если в конце прошлого столетия одному из крупных морфологов-эволюционистов Торнье (H. Tornier, 1898) еще приходилось доказывать, что функция определяет форму (один из основных выводов его работы о происхождении суставных форм), то в наше время, казалось бы, необходимость в подобных доказательствах излишня. Однако это далеко не так. Борьба на идеологическом фронте продолжается, приобретая особенно острые и не всегда легко распознаваемые формы в биологии.

Под видом своеобразных «неоматериалистических» положений в науку о жизни проникают явно идеалистические концепции. Одним из ярких примеров таких антидарвинистских идеалистических позиций в морфологии могут быть теоретические концепции Любоша (W. Lubosch, 1938). Он утверждает, во-первых, что между формой и функцией вообще не существует никаких причинных отношений и что поэтому задача морфологов — изучать не причины, а следствия. Во-вторых, как ни странно это звучит в последарвиновский период, Любош утверждает, будто функция не обла-

дает никаким формирующим значением в эволюции. Отрицая значение функции в онтогенезе, он приходит к явно метафизическому заключению, что объяснение органа с точки зрения его функции будто бы мешает глубокому пониманию его происхождения, а анализ приспособлений... закрывает от глаз форму как целое (!?).

К сожалению, Любош не одинок в этом отношении. Отдельные идеалистические высказывания мы встречаем также у автора «Биологической морфологии» Бёкера (1935), считающего, что многие признаки не могут быть объяснены происхождением и стоят на пути ортогенеза (идея Эймера, развитая в дальнейшем Любошем).

Отрицание формирующего влияния функции мы встречаем также у ряда других авторов. Так, Цайгер (K. Zeiger, 1933) утверждает, что истинное приспособление тонкой структуры кости к функции якобы невозможно благодаря непрерывному ее разрушению и построению. Токкер (R. Tucker, 1955), основываясь на данных о строении и эволюции черепа, также высказывает убеждение, что функция не оказывает глубокого влияния на структуру, и т. п.

Конечно, мы не раз, проникая в тончайшие детали строения организма, временно утрачиваем представление о причинных связях, потому что вновь открытые детали строения кажутся нам порой трудно объяснимыми или вовсе необъяснимыми. Однако из этого вовсе не следует, что надо делать поспешный вывод о функциональной независимости или исторической обособленности отдельных мелких признаков, подобно заключениям, к которым пришел в свое время Осборн (H. F. Osborn, 1934) в своей теории аристогенеза, а затем Любош и др. Нельзя еще неизвестное делать уже необъяснимым.

Но и эти и другие идеалистические концепции не могут ни затормозить, ни тем более остановить победного шествия марксистско-ленинских идей диалектического материализма, пронизывающих и обосновывающих все наше современное естествознание.

Аналитический метод в морфологии оказался явно недостаточным для вскрытия и понимания сложных, исторически обусловленных закономерностей причинного формообразования. Понадобился синтез, потребовавший более сложной и многообразной методики исследований; понадобились не только обычные наблюдения, но и опыты с постановкой определенных вопросов, возникших предварительно по ходу глубокого морфологического исследования. Появилась необходимость комплексного подхода к изучению структуры и функции в их единстве, с учетом среды обитания, образа жизни, наследственности, характера и направления приспособительной эволюции отдельных признаков.

Эволюционное учение Дарвина не случайно нашло наиболее плодотворное развитие именно в России. Синтетический ум и комплексный подход к изучению природы издавна характеризовали наших биологов, внесших наиболее крупный вклад в развитие и обоснование эволюционного учения уже вскоре после его создания (высокая оценка Ч. Дарвином трудов К. А. Тимирязева и В. О. Ковалевского; ведущее мировое значение в физиологии И. П. Павлова, в морфологии — братьев Ковалевских, И. И. Мечникова, А. Н. Северцова).

В наше время в центре внимания морфологов — не только причина, но и следствие, не только форма, но и функция в свете их исторического становления и диалектического единства, в свете взаимообусловленности организма и среды.

На нынешнем этапе развития биологии постепенно исчезает резкая грань между морфологией и физиологией, реальное сближение между которыми наметилось особенно в последние годы, с развитием функциональной морфологии и эволюционной физиологии. Тем более не должно быть противопоставления друг другу разных направлений в морфологии. С точки зрения содержания и целей исследования можно говорить лишь о

большем или меньшем удельном весе того или иного раздела морфологии в решении отдельных задач. Пусть неодинаковы методы исследования, пути и обоснование «поисков» функции и освещение ее эволюции — точек соприкосновения между отдельными морфологическими науками и направлениями все больше.

Совершенно очевидно, что чрезмерная изолированность наук, изучающих жизнь, достигла своего критического максимума и явно мешает целостному представлению об организме, его строении и отправлениях. В то же время для более полного изучения нормы и патологии жизненных процессов в теле человека и животных, для успешной работы по направленному воспитанию полезных качеств у животных и биологического обоснования наиболее рациональных методов борьбы с вредными формами необходим широкий, разносторонний, комплексный подход к их изучению.

Роль функциональной морфологии в свете этих задач неоценима, и перед нею открываются широкие перспективы устранения «белых пятен» в современном представлении о форме и формообразовании, о функции и ее эволюции, о взаимоотношении организма и среды. Ей, в содружестве с другими морфологическими науками, надлежит под новым, более широким углом зрения подвергнуть ревизии установленные прежде положения о строении тела человека и животных. Для этого понадобится суммировать и использовать опыт, накопленный ранее морфологией, и возможно шире использовать исторический метод исследования в комплексе с наблюдением на живом и экспериментом.

Литература

Анохин П. К., 1949. О решающей роли внешних факторов, Усп. совр. биол., т. XXVIII, вып. 1/4.

Жданов Д. А., 1955. Леонардо да Винчи — анатом, М.—Л., Медгиз.

Касьяненко В. Г., 1950. Петр Францевич Лесгафт, Киев.—1951. Алексей Николаевич Северцов, Киев.—1956. Закономерности приспособительных преобразований суставов конечностей млекопитающих, Зоол. журн., т. XXXV, вып. 3.

Коштоянц X. С., 1946. Школа русских физиологов и ее значение в развитии мировой физиологии, Уч. зап. МГУ, вып. 103, т. 2, кн. 1.

Лесгафт П. Ф., 1905. Основы теоретической анатомии, ч. I, СПб.

Матвеев Б. С., 1946. Русская школа морфологов, Уч. зап. МГУ, вып. 103, т. 2, кн. I.—1954. Роль морфологии в разрешении очередных проблем биологии, Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 4.

Мюллер Ф. и Геккель Э., 1940. Основной биогенетический закон, М.—Л.

Наранович П., 1850. Анатомико-физиологическое описание органов движения тела человеческого, кн. I, Харьков.

Некрасов А. Д., 1946. Александр Онуфриевич Ковалевский и его значение в мировой науке, Уч. зап. МГУ, вып. 103, т. 2, кн. I.

Одоевский В. Ф., 1844. Русские ночи, М.

Орбели Л. А., 1945. Успехи биологической науки в СССР за 25 лет (1917—1942), М.—Л.

Павловский Е. Н., 1953. Основные задачи энтомологической науки в связи с решением сентябрьского Пленума ЦК КПСС. (Проблемы морфологии), Энтомол. обозр., т. XXIII.

Северцов А. Н., 1939. Морфологические закономерности эволюции (цит. по Собр. соч., Изд-во АН СССР, М., 1945, т. V).

Тимирязев К. А., 1939. Основные черты истории развития биологии в XIX столетии, Собр. соч., т. VIII.—1939. Очерки и статьи по истории науки, там же, т. VIII, ОГИЗ, М.

Benninghoff A., 1924. Experimentelle Untersuchung über den Einfluss verschiedenartiger mechanischer Beanspruchung auf den Knorpel, Verh. anat. Ges. Halle, Anat. Anz. 58.—1930. Über die Entstehung funktioneller Strukturen, Verh. anat. Ges. Amsterdam., Anat. Anz. Erg., Bd. 71.—1931. Die Anatomie funktioneller Systeme, Morphol. Jb., Bd. 65, Hft. 1.—1931. Die Architektur des Herzmuskels, ibidem, Bd. 67.

Böker H., 1935. Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere, Jena.

Borelli J. A., 1685. De motu animalium, Rom.

Braus H., 1934. Anatomie des Menschen, Berlin, I. Bd.

Braus H. u. Elze C., 1954. Anatomie des Menschen, Berlin, I. Bd.

Duchénne de Bulogne, 1862. Mécanisme de la physionomie humaine, Paris.

Fick L., 1857. Unter die Ursachen der Knochenformen. Experimentelle Untersuchung, Göttingen. -1858. Neue Untersuchung über die Ursachen der Knochenformen, Marburg.
Fick Reinh., 1922. Tätigskeitsanpassung der Gelenke und Muskeln nach Versuchen am Hund, Sitzb. Akad. Wiss.
Crabb E., 1946. Principles of functional anatomy of the rabbit, Colorado.
Crompecher S., 1955. La regeneration et neoformation experimentale des articulations. VI Congr. feder. int. d'Anatomie, Paris.
Henckel K., 1932. Über die funktionelle Struktur des Hyalinknorpels, Naturwiss., 20 (27).
Hildebrand M., 1954. Comparative morphology of the body skeleton in recent canidae, Univ. California Publ. Zool., vol. 52, No. 5.
Howell A. Br., 1932. The saltatorial rodent Dipodomys: the functional and comparative anatomy of its muscular and osseous Systems, Proc. Amer. Acad. Arts a. Sci., vol. 67, No. 10.
Kipfer K., 1950. Die Muskulatur der Tuba uterina des funktionellen Systems, Acta Anat., IX, 1/2.
Koch W., 1922. Der funktionelle Bau des menschlichen Herzens, Berlin — Wien.
Leach W., 1946. Functional anatomy of the mammal, N. Y. — London.
Lubosch W., 1910. Bau und Entstehung der Wirbeltiergelenke, Jena.—1938. Vergleichende Anatomie der Skelettverbindungen (Bolk, Göppert, Handb. d. vergl. Anat. d. Wirbeltiere), Berlin — Wien.
Nauck E. Th., 1927. Beiträge zur Kenntnis der paarigen Gliedmassen der Wirbeltiere, III. Über Gelenke als morphologische Einheiten und über Gelenkflächenrichtungen als Anpassungserscheinungen, Geg. Morphol. Jb., Bd. 57., Hft. 4.
Osborn H. F., 1934. Aristogenesis the creative principle in the origin of species, Amer. Nat., vol. 716.
Peter K., 1947. Grundlagen einer funktionellen Embriologie, Leipzig.
Policard Alb., 1934. Precis d'histologie physiologique, Paris.
Quiring D. P., 1950. Functional anatomy of the vertebrates, N. Y.
Reinhard J. a. Jennings H., 1951. Anatomy of the cat, N. Y.
Schenker J., 1950. Zur funktionellen Anatomie der Prostata des Rindes, Acta Anat. (Basel), IX, 1/2.
Schreiber H., 1932. Zum funktionellen Bau des Schädels, Fortschr. Zahnheilk., 8.
Smith J. M. a. Savage R. J. G., 1956. Some locomotory adaptations in mammals, J. Linn. Soc. London, vol. XLII, No. 288.
Taylor W. T. a. Weber R. J., 1951. Functional mammalian anatomy, N. Y.
Tornier G., 1894. Das Entstehen der Gelenkformen und ein zoophyletisches Entwicklungsgesetz, Verh. anat. Ges. Strassburg, VIII.
Tucker R., 1955. Studies in functional and analytical craniology, Austr. J. Zool., vol. 3, Nr. 4.
Wilson J., 1820. On the structure, physiology and diseases of the bones, London.
Zeiger K., 1933. Das Problem der funktionellen Struktur des Knochens, Nat. u. Museum, Bd. 63, Hft. 3.

CERTAIN CONSIDERATIONS ON THE CONTENTS OF THE FUNCTIONAL MORPHOLOGY

V. G. KASSYANENKO

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR

Summary

Morphology began its evolution course as a morphophysiological science, embracing all the problems of the teaching on the form and its functions. At the early stage of its evolution a great role in the teaching of the function played mathematicians (J. A. Borelli, D. Bernulli, L. Euler, Kuhlman, I. P. Dovbnya et al.). A particular role in the history of the interrelation study between the form and the function played the anatomy reformators Leonardo da Vinci and Vesalius. Comparative anatomy, palaeomorphology, evolutionary morphology, experimental morphology have significantly extended the conception of the organism as the whole from the viewpoint of its development, structure and functions. In the post-Darwinian period ana-

lytical natural history (among morphological sciences — descriptive anatomy) not seldom underwent sharp criticism (Goethe, V. F. Odoyevsky, P. F. Leshaft and oth.). Nevertheless, one may not depreciate the significance of the descriptive and comparative anatomy applying current research methods for the further deepening of our conceptions concerning organism structure in man and animals.

Morphologists have greatly contributed to the study of function of the organs and of its evolution, to the elucidation of the organism as the whole by means of indirect evidences. Contemporary morphologists transit more and more to the examination of the anatomic data on the living organism, to the experiment [H. Braus, A. Benninghoff, Reinhold Fick, S. Crompecher et al.; scientific associations of the Military Medical Academy (Leningrad), P. F. Leshaft-Naturally-Scientific Institute (Leningrad), morphologists of the Academy of Sciences of the USSR (Kiev) et al.].

A number of works issued during the recent years as the «functional» researches deserves criticism. Illustrative examples may be given of the discrepancy between the headings and contents of such works as «Functional Anatomy of Mammals» by W. Leach (1946) and W. T. Taylor a. R. Weber (1951) where the descriptive anatomy of cat is given in comparison with man, «Functional Anatomy of the Vertebrates» by D. P. Quiring, issued in 1950 in New York and oth.

We think it reasonable to distinguish: descriptive morphology answering the questions «what?» and «how?» (is made up); comparative (evolutionary) morphology applying historical methods and answering the questions «where from?» and «why?» (indirectly it also solves the problem of function); functional morphology trying to cognize the organism as the whole and for this purpose using the methods of the comparative (evolutionary) morphology and applying simultaneously trials in order to exclude doubts in answering the questions «why» (what routes of evolution?» and «what function»?); at last, experimental morphology experimentally studying the morphogenese problems (dynamics of the organism formation), and the factors of the new varieties formation.

Experimental proof of the conclusions concerning the functions of the organs may be applied in morphology for the study of different organs and systems, for the solution of the problems of the organism development and growth and for the study of the fine structure of tissues and organs. Applying various complex research methods and checking functional solutions acquired morphologically on the living, functional morphology gives sound answers concerning the interrelations between the organism and environment, form and function throughout ontogeny and phylogeny.

The role of functional morphology in the elimination of the blanks in current conceptions concerning the form and function in their historical unity is inestimable. Stating materialistic conception of the interrelations between the form and function, organism and its environment we have nowadays to conquer idealistic conceptions in morphology (H. F. Osborn, H. Böker, W. Lubosh and oth.). The united efforts of contemporary morphologists and physiologists had to be directed to the further golden age of the materialistic biology.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVI 1957 ВЫП. 1

О НЕКОТОРЫХ НАПРАВЛЕНИЯХ ИССЛЕДОВАНИЙ ПО МОРФОЛОГИИ ДОМАШНИХ ЖИВОТНЫХ

И. И. СОКОЛОВ

Зоологический институт АН СССР

Откроется громадное и почти непочатое поле для исследования причин и законов изменений, корреляций, действия упражнения и неупражнения, непосредственного действия внешних условий и т. д. Возрастет в громадной степени значение изучения наших домашних пород. Новая разновидность, выведенная человеком, представится более любопытным и важным предметом изучения, чем добавление еще одного вида к бесконечному числу уже занесенных в списки.

Ч. Дарвин («Происхождение видов»), Изд-во АН СССР, М.—Л., 1939, стр. 664).

С 1949 г. Зоологический институт АН СССР участвует в разработке общеакадемической проблемы «Научные основы повышения продуктивности животноводства».

Соответственно своему профилю, общему направлению работ и своим возможностям, институт счел целесообразным заняться вопросами, связанными с изучением морфологических основ породообразования.

Работы этого рода можно вести в двух основных направлениях. Это, во-первых, изучение межпородных отличий в экстерьере и интерьере отечественных пород домашних животных в связи с особенностями среды обитания и характером продуктивности. Исследования в данном направлении главной своей целью имеют разработку морфологических основ приспособленности домашних животных. Домашнее животное должно быть приспособлено вдвойне: и к условиям внешней среды, и к выполнению требуемой от него человеком хозяйственной производительности. В настоящее время, по-видимому, ни у кого не возникает сомнений в необходимости при совершенствовании и выведении новых пород учитывать оба эти фактора. Однако, говоря о разведении животных в связи с условиями среды, часто не вкладывают конкретного содержания в это понятие и не пытаются выяснить, что следует понимать под приспособленностью, каковы морфо-физиологические основы последней. Мы под приспособленностью подразумеваем способность животного сохранять в данных конкретных условиях высокую жизненность, т. е. крепость, выносливость, плодовитость и присущую данной породе продуктивность. Выявление приспособительных особенностей домашних животных имеет большое значение для практики выведения новых и совершенствования существующих пород, так как дает научную основу для селекции, отбора и подбора. В условиях данного района приспособительные признаки должны наравне с хозяйственно полезными признаками, приниматься во внимание при отборе и подборе, а также при скрещивании с завозными улучшающими породами.

В этом отношении имеет особое значение изучение в первую очередь местных пород, так как в формировании морфологических особенностей последних природные условия играли бо́льшую роль, чем у пород культурных. Местные коренные породы лучше приспособлены к этим условиям благодаря действию игравшего немалую роль в их истории естественного отбора.

Второе направление, по которому шли работы Зоологического института по морфологии домашних животных, — это изучение влияния условий внешней среды на экстерьер, интерьер и хозяйственную производительность различных пород.

Под внешней средой в отношении домашних животных следует подразумевать, конечно, не только элементы комплексов природных условий, как климат, почва, рельеф, растительность и прочие биотические и абиотические факторы, но и условия содержания, в первую очередь кормления, ухода, тренировки, которые для домашних животных в настоящее время имеют первенствующее значение.

Нужно сказать, что вопросу влияния уровня и качественного состава питания на организм домашних животных уделялось — да и сейчас уделяется — много внимания. Особенно усиленно стали заниматься этими вопросами за последние годы у нас в Советском Союзе в связи с разработкой проблем мичуринской биологии, изысканием методов управления развитием организмов, овладения процессом породообразования и эволюции домашних животных.

Помимо классических исследований Н. П. Чирвинского (1909) по изучению влияния условий питания на развитие костяка у овец и свиней, следует упомянуть в связи с этим работы советских исследователей: П. Д. Пшеничного (1948, 1950), В. А. Эктова (1951, 1951а, 1952), А. И. Овсяникова (1945), Е. С. Можаевой (1952).

В противоположность этому, проблеме влияния комплекса природных условий, географического ландшафта на организм домашних животных уделялось явно недостаточное внимание. Работ этого рода как в отечественной, так и в зарубежной литературе имеются буквально единицы (Лискун, 1933; Кашкаров, 1937, 1940; Колесник, 1951; E. L. Johnson, 1924; A. Staffe, 1948; R. W. Phillips, 1949).

Между тем исследования по изучению влияния внешней среды на организм, в том числе на морфологические особенности и продуктивность домашних животных, помимо познавательного, имеют и практическое значение, так как создают необходимую научную базу для мероприятий по породному районированию и по акклиматизации пород в новых, несвойственных им районах.

В соответствии с изложенным автор настоящей статьи проводил изучение экстерьера и морфологических особенностей интерьера овец каракульской, гиссарской, цигайской и асканийской тонкорунной пород.

Каракульская овца изучалась, с одной стороны, в основном ареале ее распространения — в Юго-Восточных Кара-Кумах, а с другой стороны — в районах северного предела планового ее разведения — в Чкаловской области, а также в южном Таджикистане, в условиях отгонно-пастбищного содержания.

Наиболее поучительными и интересными оказались результаты изучения морфологии каракульской овцы, разводимой на границе лесостепья и степной зоны Чкаловской области (Соколов, 1952).

По большинству показателей экстерьера и интерьера каракульские овцы Чкаловской области существенно отличались от своих сородичей из Средней Азии в сторону сближения с породами мясо-сальной продуктивности эйрисомного типа.

Полученные данные позволяют сделать следующие выводы:

1. Вопреки довольно распространенному представлению, каракульские овцы прекрасно приспосабливаются к кормовым и кли-

матическим условиям севера степной зоны, к стойловому содержанию в зимний период.

Длительное, в течение ряда поколений, разведение их в этих условиях отразилось благоприятно на их физическом развитии и — что самое существенное — без заметного ущерба для их основной, смушковой, продуктивности.

2. Это, в свою очередь, заставляет прийти к выводу, что основной ареал разведения той или иной породы не всегда совпадает с зоной оптимальных для нее условий внешней обстановки. Каракульские и курдючные овцы разводятся в пустынной зоне не потому, что условия среды здесь для них наиболее благоприятны, а потому, что разведение именно этих пород, лучше приспособленных к перенесению неблагоприятных воздействий окружающих условий, позволяет человеку более полно использовать пастбищные ресурсы пустыни, так как разведение других пород здесь нерентабельно или вовсе невозможно.

3. Изменение условий внешней среды вызывает серьезные изменения внешних форм и внутреннего сложения даже у столь древней породы, с твердо установившейся наследственностью, как каракульская. Типично смушковая порода способна в соответствующих условиях проявлять и развивать качества овцы мясо-сального направления продуктивности.

Кроме основной задачи — выявления влияния природных условий на организм животных, собранный материал по экстерьеру и интерьеру каракульской овцы позволил частично осветить и некоторые другие вопросы, имеющие, на мой взгляд, не только теоретическое, но и практическое значение.

Так, была проведена работа по выяснению морфологических показателей конституциональных типов каракульской овцы в условиях Кара-Кумов (Соколов, 1955). Практики-каракулеводы Средней Азии издавна различают существование трех основных типов каракульской овцы: грубого («ак-гюль»), нежного («крык») и крепкого («гузамой»). Различия между ними заключаются в основном в особенностях шерстного покрова взрослых животных. Конституции животных всегда, а особенно теперь придается большое значение при оценке их племенных достоинств. Деление каракульских овец на шерстно-конституциональные типы нашло отражение даже в официальной инструкции по их бонитировке. Поэтому попытка вскрыть морфологическую основу зоотехнически определяемых конституциональных типов, выяснить реальные различия в экстерьере и интерьере между ними и биологическую сущность этих различий представляет не только теоретический, но и большой практический интерес.

Сравнительное изучение экстерьера и интерьера животных показало, что между конституциональными типами каракульских овец действительно имеются различия, позволяющие дать оценку каждому из этих типов с точки зрения приспособленности их к условиям существования и пригодности для племенных целей.

Каракульские овцы крепкой конституции, по сравнению с другими типами, обладают рядом биологически целесообразных черт экстерьера и интерьера. К числу таковых прежде всего необходимо отнести благоприятное соотношение основных групп волос и степень развития всего шерстного покрова. Благоприятным показателем является относительно большая масса крови с повышенным, по сравнению с другими типами, содержанием гемоглобина. Удлиненные конечности, особенно их дистальные звенья, свидетельствуют о способности животных к быстрым и длительным передвижениям. Очевидно, со всем этим связана способность к накоплению жировых запасов, имеющих такое большое значение для животных при круглогодичном пастбищном содержании.

В свете этих соображений становится понятной и обоснованной ориентировка при племенной работе в каракулеводстве на разведение живот-

ных крепкой конституции, признание их ведущим типом породы. Животные этого типа дают не только потомство с более высоким качеством смушки, но и лучше приспособлены к местным условиям.

Сравнительный материал по морфологии некоторых пород домашних овец (табл. 1) позволил хотя бы в предварительном порядке установить различия в их экстерьере и интерьере, связанные с особенностями районов разведения и типом продуктивности.

Таблица 1

Некоторые особенности экстерьера и интерьера каракульских, гиссарских и цигайских овец*

Показатели	Каракульские (совхоз Уч-Аджи)	Гиссарские (Таджикистан)	Цигайские (совхоз «Орловский»)
I. Пропорции телосложения:			
$\frac{\text{Высота в крестце}}{\text{Высота в холке}} \cdot 100$	102,7	101,3	104,7
$\frac{\text{Высота локтя}}{\text{Косая длина туловища}} \cdot 100$	59,0	62,9	57,7
$\frac{\text{Обхват груди за лопатками}}{\text{Косая длина туловища}} \cdot 100$ (индекс эйрисомии)	119,0	131,1	130,2
$\frac{\text{Ширина в моклоках}}{\text{Высота в холке}} \cdot 100$	26,8	27,9	31,4
II. Вес некоторых органов в % к общему весу тела **:			
Сердце	0,59	0,64	0,66
Легкие	1,31	1,80	1,38
Печень	2,36	2,32	3,08
Мускулатура	40,4	43,9	43,1
Скелет	13,6	14,6	12,3
Желудок	4,67	4,41	4,19
Жировые отложения	16,2	24,17	33,1
III. Пропорции скелета:			
$\frac{\text{Длина задней конечности}}{\text{Длина позвоночника (без хвоста)}} \cdot 100$	63,8	69,3	64,7
$\frac{\text{Ширина пястной кости}}{\text{Длина пястной кости}} \cdot 100$	10,4	11,1	11,7

* Всюду приводятся средние величины.
** Чистый вес без содержимого кишечника и жировых отложений.

К особенностям каракульской овцы, связанным с адаптацией к суровым условиям пустыни, по моему мнению, могут быть отнесены следующие:

1) легкость телосложения, лептосомность, т. е. узкотелость, а также крепость костяка, находящая выражение в более округлом сечении трубчатых костей конечностей. Эти особенности связаны с большой подвижностью животных, необходимой для сбора потребного количества корма со скудных пастбищ с разреженным травостоем: каракульская овца в Кара-Кумах, чтобы собрать на пастбище необходимое количество пищи, должна проходить в сутки около 40 *км* (Трапезников, 1948);

2) способность к быстрому нагулу, восстановлению нормальной упитанности и накоплению в течение короткого времени значительного количества жировых отложений — необходимого запаса питательных веществ

и источника образования метаболической воды, связанная с резко выраженной сезонностью кормовых условий в пустыне;

3) неравномерное, в противоположность типично мясным породам, отложение жировой ткани в основном в области задней части крупа и хвоста, облегчающее в жаркое время года теплоотдачу;

4) увеличение абсолютной и относительной емкости желудка, особенно его первых отделов, как адаптации к разреженным водопоям, необходимости одновременного вмещения большего количества влаги.

Из наиболее существенных физиологических адаптаций каракульской овцы можно назвать еще способность ее лучше, по сравнению с другими породами, переносить высокие летние температуры воздуха без вреда для организма, т. е. более высокую функцию теплорегуляторного аппарата (Алексеева, 1951). Как показали исследования В. В. Ковальского и А. Л. Падучевой (1951), у каракульской овцы по сравнению с другими породами водный обмен изменен в направлении более экономного использования питьевой влаги.

Однако нужно подчеркнуть, что приспособленность каракульской овцы к пустынным условиям весьма относительна.

Неблагоприятные условия в период эмбрионального развития являются, по-видимому, причиной нарушения некоторых формообразовательных процессов, что выражается, например, в недоразвитии и нарушении нормальной сегментации грудины, иногда — в уменьшении числа грудных сегментов (позвонков, ребер).

Если взять породу другого направления продуктивности — гиссарскую овцу, самую крупную из современных пород курдючных овец, сложившуюся в условиях отгонного содержания в горной обстановке, то и здесь мы увидим черты своеобразной адаптации к специфическим условиям существования. Это, во-первых, грубый костяк, короткое туловище с укороченным поясничным отделом позвоночника, на высоких крепких ногах. Во-вторых, хорошо развитая мускульная и сердечно-сосудистая система.

Все эти особенности, несомненно, связаны со способностью животных к длительным переходам в горах, с приспособлением к разреженной горной атмосфере.

Однако наличие курдюка у гиссарских овец следует поставить уже в связь не с условиями существования, а с унаследованием от предков, поддерживаемым искусственным отбором со стороны человека.

Некоторые особенности морфологии цигайской породы овец можно также поставить в связь с природными условиями районов ее разведения. Условия, в которых складывалась эта порода, да и условия, которые создаются для нее человеком, в настоящее время нельзя назвать оптимальными. Все же они несомненно, более благоприятны по сравнению с условиями существования каракульской овцы. В наиболее холодный период животные пользуются стойловым содержанием. Летние температуры, даже на самом юге степной полосы, не бывают столь высоки и не имеют столь резких суточных и сезонных колебаний, как в пустынной зоне. Значительно лучше кормовые условия: благодаря более плотному травостою, животные при достаточной площади выпасов насыщаются, не затрачивая много энергии на передвижение и сбор пищи.

Вероятно, с более благоприятными условиями существования, в первую очередь с более высоким уровнем питания, связана эйрисомность (широкотелость) овец цигайской породы, лучшее развитие у них мускулатуры, костяка, особенно трубчатых костей, лучшее развитие жировых отложений. Рядом экспериментальных работ (Чирвинский, 1909; Можаева, 1952, и др.) твердо установлено, что на усиленное кормление в молодом возрасте животные реагируют усиленным ростом тела, в первую очередь в ширину, утолщением трубчатых костей, в частности метаподий. Как и у каракульских овец (Соколов, 1952), усиленное развитие задней части

туловища (более длинная поясница, широкий таз, низкопередость) у цигайских овец является результатом более высокого уровня питания. Как реакцию на поступление значительных количеств пищи следует рассматривать усиленное развитие кишечника и сычуга — основного пищеварительного отдела желудка.

Цигайская овца в обычных условиях существования не должна приспосабливаться к разреженным водопоям. Поэтому у нее не имеют места гипертрофия преджелудков (рубца и сетки), увеличение их емкости, веса, которые имеют такое большое значение для овец каракульской породы. Нет необходимости для цигайской овцы в длинноногости, являющейся приспособительной чертой животных в условиях пустыни.

Однако естественный отбор, несомненно, накладывал свой отпечаток и на формирование особенностей цигайской породы. Здесь творческая роль естественного отбора была направлена в первую очередь не на выработку морфологических приспособлений, а на развитие у животных общей конституциональной крепости. Последнее особенно важно было в период формирования породы, происходившего при низком уровне животноводческой культуры, когда животные в большой степени подвергались действию неблагоприятных климатических условий: зимних непогод, жары, засухи, — а иногда, вероятно, и недостатка корма. Морфологическими показателями конституциональной крепости цигайской породы следует считать хорошее развитие сердечно-сосудистой и кроветворной системы: увеличенный вес сердца, печени, селезенки, — а также, вероятно, несколько более высокие показатели легких и почек.

Таблица 2

Некоторые показатели макрокомплекции овцематок цигайской породы и породы «советский меринос»

Вес органов по отношению к чистому весу (в %)	Цигайские (средн. цифры)	«Советский меринос»
Кожа	11,29	12,07; 13,76
Мускулатура	43,12	41,12; 37,71
Скелет	12,35	12,95; 12,10
Легкие	1,38	1,21; 1,23
Сердце	0,66	0,63; 0,62

В связи с этим интересно сопоставить соответствующие показатели у другой породы, также шерстного направления продуктивности, обитающей в тех же природных условиях, что и цигайские овцы. В табл. 2 приведены показатели относительного веса некоторых органов цигайских овец совхоза «Орловский» Ростовской области и двух овцематок породы «советский меринос» из расположенного по соседству колхоза. «Советский меринос» — тонкорунная порода более резко выраженной шерстной продуктивности, чем цигаи. Общеизвестно, что тонкорунные овцы обладают более слабой конституцией, менее выносливы к неблагоприятным условиям существования, более требовательны к корму и содержанию.

При сходных пропорциях телосложения, мериносовые овцы, как и следовало ожидать соответственно типу продуктивности, имеют более повышенный весовой индекс кожи. При более или менее одинаковом развитии костяка, мускулатура у мериносов развита слабее [1]. Нет существенных различий между цигаями и мериносами в относительном весе желудка, кишечника, селезенки, печени и почек. Но если сравнить такие важнейшие органы, как сердце и легкие, от развития и функции которых в сильной степени зависит уровень обмена веществ, то в этом отношении цигайские овцы выгодно отличаются от мериносов.

Даже тот весьма незначительный материал, который пока имеется в распоряжении автора, позволяет высказать также некоторые, хотя бы предварительные, соображения о закономерностях изменчивости домашних животных. Исследования по изменчивости

[1] Попутно следует отметить, что мясо у мериносов значительно более жестко и грубо, чем у цигаев. Это заметно даже при препаровке мускулатуры.

домашних животных, помимо теоретического интереса, имеют значение и для практики животноводства. Знание причин, пределов и закономерностей изменяемости отдельных хозяйственно полезных и биологически важных признаков дает возможность более правильно определить в необходимых случаях возможные направления селекции, произвести выбор селекционируемых признаков и, таким образом, служит основанием для направленного вмешательства в развитие, управление природой животного организма.

Высокая степень изменчивости домашних животных, по сравнению с их дикими сородичами, общеизвестна. Она явилась залогом их быстрой эволюции, преобразования под действием творческого отбора и подбора со стороны человека. Причиной повышенной изменчивости являются резко измененные условия, в которых животным приходится жить в домашней обстановке.

Однако анализ показывает, что и в этих случаях не все признаки изменяются в одинаковой степени. Одни очень вариабильны, другие, наоборот, мало изменчивы и, по-видимому, мало поддаются влиянию даже резко измененных условий внешней обстановки. Если принять в качестве меры изменчивости коэффициент вариации, вычисленный обычным вариационно-статистическим методом, то имеет место следующая картина.

Из признаков экстерьера наименьшей изменчивостью обладают высотные и длиннотные промеры: высота в холке, крестце, длина туловища, головы, крупа. Значительно более изменчивы и абсолютные промеры и индексы, отражающие развитие тела в ширину. Наибольшей вариабильностью у каракульских овец обладают живой вес и длина хвоста, особенно его жировой части.

Из показателей интерьера сравнительно мало изменчивы масса мускулатуры, а также вес и размеры костяка. Средним коэффициентом вариации обладает абсолютный и относительный вес кожи, головного мозга, сердца, почек, массы крови. Наиболее изменчивы такие показатели, как вес кишечника, печени, соотношение отделов желудка, а особенно эндокринные железы и степень развития жировых отложений.

В скелете наиболее консервативны в отношении изменчивости показатели соотношения длины звеньев конечностей, более изменчивы пропорции отдельных костей, отражающие развитие их в ширину. Степень изменчивости осевого скелета возрастает в каудальном направлении. Шейных позвонков неизменно семь. Только у одной из исследованных цигайских овец VII шейный позвонок получил ребра и превратился в грудной. Число сегментов грудного отдела типично 13, но изредка их бывает 12 или 14. Еще более изменчиво число поясничных сегментов. Для полорогих (по крайней мере диких) типично число шесть, но у домашних овец чаще бывает семь поясничных сегментов: например, из 11 изученных цигайских овец только у двух их было по шести. Число крестцовых сегментов варьирует еще больше и вместо четырех у диких овец колеблется у домашних от трех до пяти. Наконец, наиболее непостоянны число и форма хвостовых позвонков.

К каким практическим выводам позволяют придти эти данные? Эти данные говорят о том, что, учитывая степень и характер изменчивости отдельных признаков, можно заранее определить возможные направления селекции. На улучшение питания большинство домашних животных реагирует увеличением эйрисомности, широкотелости, — признаком пород мясного направления. У овец, кроме того, в первую очередь увеличивается задняя, наиболее ценная, часть туши — круп и поясница. Поэтому селекция в направлении увеличения мясности и сальности всегда была и будет наиболее эффективной.

Перспективна для увеличения мясности и селекция путем подбора животных с увеличенным числом сегментов поясничного и грудного отдела, обеспечивающим развитие богатой мускулатуры. Гораздо труднее до-

биться при помощи селекции уменьшения костистости, т. е. массивности костяка, или выведения животных с измененными пропорциями конечностей, например резко коротконогих овец, типа анконской. Само собою разумеется, селекция во всех случаях будет перспективной лишь при создании условий, благоприятных для развития селекционируемого признака.

Наконец, я очень кратко остановлюсь на соотношении естественного и искусственного отбора у домашних животных. Домашнее животное изменяется в процессе эволюции под влиянием не только искусственного, но и естественного отбора. Однако значение последнего по своей эффективности значительно уступает действию отбора, проводимого человеком. Природные условия сказываются на морфо-физиологических особенностях домашнего животного лишь тогда, когда их действие не вступает в резкое противоречие с направлением искусственного отбора или благоприятствует последнему. Лептосомность каракульской овцы в коренном ее ареале — пустынной зоне — является, вероятно, результатом ограниченного уровня питания. Последнее не находилось в противоречии с основным направлением селекции по качеству смушки. Кроме того, лептосомность, связанная с большей подвижностью животных, возможно, поддерживалась бессознательным подбором крепких, выносливых животных.

Высоконогость и короткость туловища у гиссарских овец, наверное, обусловлена не только прямым действием горной обстановки, но и подбором со стороны человека животных подвижных, обладающих крепкой поясницей. Животные слабые, отстающие от стада при длительных переходах, естественно, первыми устраняются из популяции при браковке и отборе для племенных целей.

Изменяя условия содержания, человек может совершенно устранить влияние на домашних животных ряда факторов внешней среды — температуры, качества и количества пищи, водопойного режима и т. п. Потенциальные возможности и пределы человеческого вмешательства в управление развитием, породо- и, быть может, даже видообразованием животных очень велики. По существу, они ограничиваются лишь действием закона соотносительной (коррелятивной) изменчивости.

Искусственный отбор, несомненно, играет ведущую роль в эволюции домашних животных. Однако нельзя сказать, чтобы естественный отбор, условия природной обстановки, даже на современном этапе животноводческой культуры не имели значения. Условия внешней среды могут способствовать или, наоборот, противодействовать результатам и направлению отбора, проводимого человеком.

Каракульская овца — порода смушковой продуктивности. Искусственный отбор прямо не касался других особенностей ее экстерьера и интерьера. Условия среды—пустыни определяли ее склад и пропорции внешнего и внутреннего сложения — лептосомность, подвижность, выносливость к неблагоприятным факторам окружающей обстановки. Опыт разведения каракульских овец в Чкаловской области показал, что при соответствующих условиях эта порода способна проявлять задатки мясо-сальной производительности. При этом последняя не становится, по-видимому, в противоречие с требованиями в отношении качества смушки. Однако если бы в современных условиях пустынного каракулеводства мы попытались придать мясные качества каракульской овце одним подбором, результаты едва ли были бы благоприятными, так как и кормовые и климатические факторы в этом случае окажут сопротивление.

Искусственный отбор будет успешен и целесообразен при учете не только признаков хозяйственно полезных, но и признаков, полезных для животного в данных конкретных условиях среды. Каковы бы ни были направление и цель селекции, учет особенностей, связанных с природной обстановкой, является необходимым; в противном случае результаты племенной работы могут быть сведены на нет. Сознательно или бессозна-

тельно, человек при выведении гиссарской овцы должен был вести отбор не только по степени развития мясных и сальных качеств, но и по длинноногости, массивности костяка, как особенностям, необходимым для животных, вынужденных совершать длительные переходы. В данном случае имеют место известные противоречия: массивность костяка (костистость) понижает ценность туши, ее мясность; короткость позвоночника, особенно поясничного отдела, гиссарских овец, являющаяся, вероятно, результатом адаптации к условиям горной среды, также, несомненно, не способствует повышению мясных качеств данной породы.

В каракульском овцеводстве отбор по прочности костяка, как показателю конституциональной крепости животных, также необходим, хотя условия среды и не всегда будут благоприятствовать его результатам.

Таковы вкратце некоторые итоги работ по морфологии домашних животных, проведенных Зоологическим институтом. Несомненно, что дальнейшие исследования в этой области, изучение других пород и видов домашних животных принесут новые данные, которые будут иметь значение не только для разработки теории породо- и видообразования, но и для приближения к решению практической проблемы направленного вмешательства, управления развитием организма.

Литература

Алексеева Г. И., 1951. Некоторые особенности в реакции каракульской овцы в условиях жаркого климата пустыни, Тр. III Узбекистанск. конф. физиол., биохим. и фармакол., Ташкент.

Кашкаров Д. Н., 1937. Экология домашних животных на примере каракульской овцы, Природа, № 9., 1940. Экологические основы породного районирования, Вестн. животноводства, № 2.

Ковальский В. В. и Падучева А. Л., 1951. Вопросы водного обмена у каракульской овцы, Каракулеводство и звероводство, № 1.

Колесник Н. Н., 1951. О животноводстве Таджикистана, в связи с местными особенностями природных условий. Тр. Таджикск. филиала АН СССР, вып. XXVIII.

Лискун Е. Ф., 1933. Экстерьер сельскохозяйственных животных, изд. 2-е, Сельхозгиз.

Можаева Е. С., 1952. Рост и развитие ягнят при различном питании, изд. МОИП, М.

Овсянников А. И., 1945. Изменение организма свиней под влиянием типов кормления в молодом возрасте, Вестн. животноводства, № 2.

Пшеничный П. Д., 1948. Изменения в организме крупного рогатого скота под влиянием типа его воспитания, Сб. тр. Харьковск. зоотехн. ин-та, т. V.—1950. Направленное воспитание молодняка сельскохозяйственных животных, Гос. изд-во с.-х. лит-ры УССР, Киев — Харьков.

Соколов И. И., 1952. Изменение морфологических особенностей каракульской овцы при разведении ее в лесостепной зоне, ДАН СССР, т. LXXXV, № 2.—1955. О морфологических основах конституциональных типов каракульской породы овец в условиях Кара-Кумов, Тр. ЗИН АН СССР, т. XXI.

Трапезников А. И., 1948. Племенная работа в каракулеводческом совхозе «Уч-Аджи», Каракулеводство и звероводство, № 2.

Чирвинский Н. П., 1909. Развитие костяка у овец при нормальных условиях, при недостаточном питании и после кастрации самцов в раннем возрасте (цит. по Избр. соч., Сельхозгиз, М., 1949, т. I).

Эктов В. А., 1951. Постэмбриональный линейный рост скелета крупного рогатого скота при различных уровнях питания, Журн. общ. биол., т. XII, № 2.—1951а. Влияние уровня питания на постэмбриональный рост некоторых систем и внутренних органов крупного рогатого скота, там же, т. XII, № 6.—1952. Влияние уровня питания на постэмбриональный весовой рост мышц молодняка крупного рогатого скота, там же, т. XIII, № 5.

Johnson E. L., 1924. Relation of sheep to the climate, J. Agricult. Res., vol. XXIX, No. 10.

Phillips R. W., 1949. Breeding livestock to unfavorable environment, Washington.

Staffe A., 1948. Haustier und Umwelt. Klima, Wetter, Saison, Übung, Haltung und Nahrung und ihr Einfluß auf die Lebensvorgänge der Haustiere. Bern.

CERTAIN DIRECTIONS OF THE MORPHOLOGY STUDY IN THE DOMESTIC ANIMALS

I. I. SOKOLOV

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR

Summary

On concrete examples of the study of the exterieur and interieur in the domestic sheep carried out by the author following problems are being discussed: adaptive variability of the domestic animals, constitution problems, influence of natural conditions on the morphological peculiarities of the domestic animals, variability regularities, interrelations between the artificial and natural selection in the evolution of the domestic animals.

The domestic animal has to be adapted to both, the natural conditions and the realization of the economic productivity required by man. Adaptive characters to the natural conditions have to be considered in the selection along with the economically beneficial characters.

The study of one and the same sheep variety bred under different natural conditions shows that the principal breeding range does not always coincide with the zone where the conditions are optimal for this variety. Karakul and fatty-tail sheep are bred in the desert zone owing not to the fact, that the environmental conditions are favorable to them there, but because just these varieties are better fit to the adverse effect of environmental conditions, and, therefore, enable man to use the grazing resources of the desert more fully as the breeding of other varieties is unprofitable or impossible in this zone.

The study of the variability regularities of the morphological characters of the exterieur and interieur shows that some characters are variable, others, on the contrary, resist the influence of even drastically changed conditions of keeping. The least variable within the variety range are the height and the length of the animal body, the ratio between the length of the extremety links and some other characters. More variable are the characters reflecting the development of the body and its single organs (e. g. bones) broadwise. The animals response to the improved feeding conditions, in the first line, with the increase of the width measurement. The degree of the spinal column variability increases in the caudal direction. The number of the lumbar (6—7), sacral (3—5) and caudal spines (5—22) variates in domestic sheep. Therefore, the selection for the increase of meat and fat production, lengthening of the croup and small of the back is the most promising one.

The artificial selection plays, doubtless, the leading role in the evolution of the domestic animals. The natural selection, however, as well as the environmental conditions are also of significant importance even at the contemporary high level of the animal breeding culture. Natural conditions may be favorable or, on the contrary adverse to the selection carried out by man. If we try to give meat production to the Karakul sheep only by means of the artificial selection under the current conditions of the Karakul breeding in the desert, the results would hardly be favorable, as the feeding and climatic factors will resist in this case. Morphological peculiarities of the Hissars (great sized, fatty tailed, longlegged, with a rude skeleton) are, beyond doubt, the result of both, artificial, and natural selection.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVI 1957 ВЫП. 1

РЕАКЦИИ ЖИВОТНЫХ НА ВНЕШНИЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ В РАЗЛИЧНЫЕ ПЕРИОДЫ РАЗВИТИЯ[1]

(К ПРОБЛЕМЕ УПРАВЛЕНИЯ РАЗВИТИЕМ РАЗВОДИМЫХ ЖИВОТНЫХ)

С. В. ЕМЕЛЬЯНОВ

Институт морфологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР

В настоящей статье я рассматриваю вопрос об особенностях реагирования животных на внешние воздействия в различные периоды развития. Я ставлю себе задачей разобрать некоторые из тех, более общих, особенностей этого реагирования, которые могут быть свойственны всем группам позвоночных животных, разводимых человеком, т. е. млекопитающим, птицам и рыбам. В этом разборе я основываюсь в основном на литературном материале, используя главным образом данные отечественных исследователей.

Поскольку основная задача разведения животных заключается в получении взрослых особей определенного качества, я остановлюсь в данной статье не на вопросе о влиянии внешних условий на развитие организма и его реакциях на эти влияния в различном возрасте вообще, а в первую очередь на той стороне этого вопроса, которая касается влияний измененных условий развития и соответственно измененного хода развития на особенности взрослого животного. Под этими особенностями я понимаю не только определенное строение, но и другие свойства организма (жизнестойкость, плодовитость, скороспелость, продуктивность, приспособленность к определенным условиям и т. д.).

Как п е р в у ю о с о б е н н о с т ь реагирования животных на внешние воздействия надо отметить то, что чем раньше оказывается воздействие на организм, тем большие стороны его организации могут реагировать на изменения определенных условий развития и тем более общий характер могут иметь изменения, происходящие в организме в результате этих воздействий. Чем дальше уходит развитие, тем все более и более избирательными и специфическими становятся результаты каждого воздействия на организм и тем меньшее количество органов или их частей будет затрагиваться каждым отдельным воздействием. Но зато благодаря все более и более расширяющимся связям с окружающей средой развивающегося и продолжающего дифференцироваться организма и воздействия на него дифференцируются, что ведет к появлению большего числа весьма различных изменений.

Наиболее общую реакцию могут давать воздействия на гаметы, а также и на зародыши в начале его развития. При таких ранних воздействиях резко избирательного действия условий развития на определенные органы может не быть, а изменяется общее состояние организма. Если эти ранние воздействия благоприятствуют развитию, то оно с самого начала

[1] Основные положения, развиваемые в настоящей статье, были изложены в докладах на совещании по эмбриологии, состоявшемся в Ленинграде 27—31 января 1956 г., и на ученом совете Института морфологии животных АН СССР 3 ноября 1955 г., посвященном 100-летию со дня рождения И. В. Мичурина.

идет несколько быстрее, животные раньше достигают половозрелого состояния, они более скороспелы, более крепки и жизнестойки, среди них меньший процент дефектных, меньшая гибель, они более крупны и продуктивны; кроме того, в этих случаях в потомстве часто преобладают самки [2]. При неблагоприятных воздействиях — результаты противоположны.

Важно отметить, что на ранних стадиях развития различные воздействия могут влиять в общем сходным образом, приводя к однотипным, отмеченным выше, результатам. Не менее важно и то, что эти результаты в общем сходны у представителей всех классов позвоночных.

Так, установлено, что на качестве гамет и соответственно — на потомках, вплоть до взрослого состояния, отражается возраст родителей [3]. В общем для всех животных отмечается, что наилучшее потомство дают родители в расцвете лет. Например, у лошадей возраст родителей сказывается на резвости, продолжительности жизни, плодовитости и иных качествах потомков (Витт, 1953). Примерно то же получается и при изменении условий содержания и кормления производителей в течение некоторого времени до их спаривания (Милованов, 1952, и др.; крупный рогатый скот).

Сходные результаты дают и воздействия на сформированные гаметы, находящиеся вне родительского организма. Путем помещения спермы (при искусственном осеменении млекопитающих) на некоторое время в различные среды (например, кислородную или водородную) удавалось изменять дочерние особи, увеличивая или уменьшая их размеры, жизнеспособность, продуктивность (Коротков, 1952). Еще Р. Гертвиг (1914) на основании собственных экспериментов, экспериментов С. Кушакевича и других авторов над амфибиями, а также по материалам и по другим животным нашел, что оплодотворение перезрелых яиц ведет к увеличению процента самцов в потомстве иногда до 100%. По моим наблюдениям, яйца осетровых рыб, взятые у одной и той же самки и в одно и то же время из полости тела и из яйцеводов, т. е. находящиеся в несколько различной степени зрелости, дают при инкубации несколько различный результат: больший или меньший отход, более крупную и более мелкую молодь при выклеве.

Оплодотворенная яйцеклетка и образующийся из нее зародыш в самом начале своего развития реагируют на измененные условия развития примерно так же, как гаметы.

Мои наблюдения (Емельянов, 1953) показали, что обесклеивание икры осетровых рыб, применяемое при искусственном их разведении, вызывает некоторое изменение и замедление хода развития, ухудшая состояние молоди (меньший вес и размеры, увеличение процента дефектных особей, повышенный отход).

У птиц длительность хранения яиц перед инкубацией ведет к ухудшению и замедлению развития (Орлов, 1948; Отрыганьев, 1951) и к возможности смещения соотношения полов в пользу самцов (Иванов, 1955). Повышение температуры в инкубаторе на 1° против принятой нормы в течение первых 6 дней инкубации дает молодок, более жизнестойких, с большим весом и с более ранним началом яйцекладки, в то время как такое

---

[2] В животноводстве вопросу о возможности влияния на половой состав потомства через организм родителей уделяется в настоящее время большое внимание. Укажу на статьи А. Д. Курбатова (1951 и др.), А. П. Лукиной (1953), Е. А. Мамзиной (1953), Н. Ф. Тимченко (1954), Н. Я. Аверьянова, П. П. Малышева и С. М. Будагова (1952), С. Б. Жегалова (1950) и др.

[3] В этом направлении имеются исследования по рыбам (Мартышев, 1953; Канаев, 1955), птицам (Анорова и Пельтцер, 1951; Жидких, 1953) и млекопитающим [свиньям (Курбатов и Минайло, 1951; Кащенко, 1954), овцам (Юдин и Бригис, 1952), крупному рогатому скоту (Эйдригевич и Поляков, 1953), лошадям (Витт, 1953, 1953а), пушным зверям (Старков, 1952)]. Работами перечисленных авторов далеко не исчерпывается перечень исследований, посвященных вопросу о влиянии возраста производителей на качество потомства.

же понижение температуры приводит к обратному результату, к ухудшению качества молодок (Кучковская, 1950, и др.).

Избирательность реакции организма на внешние воздействия, т. е. изменение лишь определенных органов или их частей в результате определенных воздействий и отсутствие изменений или их слабая выраженность в других органах, возникает постепенно, по мере его дифференцировки, и с ходом развития возрастает. Особенно резко эта избирательность выражена в постэмбриональный период, когда органы достигают значительной степени морфо-физиологической дифференцировки, все более приближающейся к дефинитивной. Следует подчеркнуть, что на поздних стадиях развития под влиянием определенных внешних воздействий избирательно изменяются не только отдельные органы, но даже и части их. Эта избирательность вызывается сложностью строения развитого организма, в связи с чем изменения известных условий внешней среды вызывают те или иные изменения лишь в органах, находящихся в состоянии функциональной зависимости именно от этих сторон окружающей среды (Северцов, 1939, стр. 180), не затрагивая или относительно слабо затрагивая другие органы. Так, под влиянием измененного кислородного режима изменяются органы дыхания [например, у личинок осетровых рыб отмечается ухудшение развития этих органов при повышенном содержании кислорода в воде (Садов, 1941; Коржуев, 1941)]; под влиянием изменения температуры в инкубаторе — сердце [у цыплят при перегреве яиц — уменьшение, при недогреве — увеличение сердца (Отрыганьев, 1951)]; под влиянием определенного характера корма происходит соответственное изменение размеров всего желудочно-кишечного тракта и его отделов у сельскохозяйственных животных (млекопитающих) [грубые корма дают более длинный кишечник, концентрированные—более короткий (Чирвинский, 1894); объемистые корма способствуют усиленному развитию преджелудков, концентрированные — стимулируют развитие тонких кишок (Пшеничный и Ивицкая, 1954, и др.)]; под влиянием раздоя увеличивается вымя и т. д.

Второй особенностью результатов воздействия среды на животных в разном возрасте является то, что чем раньше оказано воздействие на развивающийся организм, тем крупнее могут быть результаты этого воздействия.

Посредством определенных внешних воздействий можно влиять на формирование того или иного пола у животных, т. е. произвести коренную перестройку всего организма (опыты Р. Гертвига, С. Кушакевича и др.). Однако эти воздействия дадут результаты лишь в том случае, если они имеют место в самом начале развития, — как правило, при воздействии на гаметы. Позже уже никакими способами изменить пол нельзя.

Еще с конца прошлого века хорошо известно, что раз заложившееся количество позвонков не изменяется в дальнейшем. Но температурными воздействиями в период гаструляции и начала образования зародыша можно в известных пределах увеличивать или уменьшать дефинитивное количество позвонков у рыб (Å. Tåning, 1952). На более поздних стадиях развития это уже невозможно.

Возникновение зачатков волос происходит у овец в утробный период (Диомидова, 1955; L. A. Margolena, 1954; B. F. Short, 1955; P. G. Schinkel, 1955), в частности у «советского мериноса» — между 50 и 110 днями (Диомидова, 1955). Путем изменения уровня и типа кормления суягных маток в период закладки волос у плода можно увеличить или уменьшить их количество (Диомидова, 1955; Панфилова, 1955). Но в постэмбриональный период количество закладок волос уже не может быть изменено.

При раннем наступлении тесной связи через общий кровоток между близнецами в утробный период половая система женского парабионта под влиянием мужского может в значительной степени недоразвиваться. Если же эта связь наступает поздно, то в женском парабионте изменения

могут быть лишь слабыми или отсутствуют (Петской, 1953, 1953а, данные по крупному рогатому скоту).

Тератологические материалы говорят о том же: изменения условий развития в неблагоприятную сторону, если они имеют место на более ранних стадиях развития и не ведут к быстрой гибели животных, могут давать крупные отклонения от нормы. Как указывает Танинг (Å. Tåning, 1952), есть основания думать, что значительные отклонения температурных условий на ранних стадиях развития рыб (до возникновения плавников) могут повести даже к отсутствию закладок плавников. Г. К. Отрыганьев (1951) констатирует, что резкое повышение температуры в инкубаторе на 2—5-й дни приводит к возникновению у зародыша цыпленка крупных уродств головы, печени, сердца и т. д.; аналогичные температурные воздействия на более поздних стадиях инкубации подобных резко выраженных уродств не вызывают. Воздействия на более поздние стадии дают все менее и менее резко выраженные результаты, а к концу развития — в основном лишь некоторые количественные изменения.

Рассмотренные мною выше две особенности развивающегося организма, т. е. то, что изменения, происходящие на более ранних стадиях, имеют обычно более общий характер и вместе с тем могут быть более крупными, чем изменения на более поздних стадиях, отмечалось еще А. Н. Северцовым. Он говорит об этом в своих теоретических работах, начиная с этюдов по теории эволюции (Северцов, 1912, гл. XIII) и кончая «Морфологическими закономерностями эволюции» (Северцов, 1939). При этом А. Н. Северцов находит, что вследствие различного характера изменений, происходящих на более ранних и более поздних стадиях развития, они имеют различное значение для эволюции животных и вместе с тем дополняют друг друга. В результате изменений ранних стадий развития совершается прогрессивная и регрессивная эволюция общих признаков, касающихся всей организации животного, или общих изменений сложных органов. В результате изменения поздних стадий эволюируют отдельные, частные признаки в уже оформившихся органах. Оценка значения изменений, происходящих на различных стадиях развития, даваемая А. Н. Северцовым, получает в настоящее время свое подтверждение в работах по развитию разводимых человеком животных.

Третья особенность реагирования организма на внешние воздействия заключается в том, что на одни и те же воздействия животное в разные периоды жизни отвечает по-разному. При искусственной инкубации куриных яиц в первые дни повышение температуры на 1° против обычной положительно сказывается на качестве выклевывающихся цыплят, понижение — отрицательно; в последние дни инкубации — наоборот (Орлов и Кучковская, 1954).

Как показали исследования М. Ф. Вернидуб (1951) над икрой костистых рыб, изменения температурного и кислородного режима действуют в разные периоды развития организма различно и даже прямо противоположным образом, в одни периоды вызывая стимуляцию жизненных процессов, а в другие оказываясь повреждающими.

То же можно отметить и в отношении отдельных органов: различные органы на одни и те же воздействия могут реагировать по-разному.

Танинг показывает, что реакция позвоночника и плавников на изменения температуры противоположна: при средних температурах инкубации икры Salmo образуется меньшее количество позвонков, чем при более низких и более высоких температурах. С плавниками дело обстоит наоборот: при средних температурах наблюдается образование большего количества лучей, тогда как при более низких и более высоких — количество их уменьшается.

Четвертая особенность реагирования развивающегося организма на внешние воздействия заключается в том, что вызвать определенные изменения всей организации животного или отдельных его орга-

нов можно, лишь воздействуя на них в определенный же, а не в любой период развития. При этом для разных органов эти периоды различны, даже если воздействие будет одним и тем же (например, температура или кормление).

Изменяя температуры (в пределах, допускающих нормальное развитие рыб), Тайнинг получал различное количество позвонков и лучей плавников. Для Salmo trutta (основного объекта исследования) период, когда количество позвонков сравнительно легко изменяется, лежит в пределах 40—170 градусо-дней (выклев при 400 градусо-днях). В пределах этого чувствительного периода короткий отрезок времени — 145—165 градусо-дней — является сверхчувствительным, когда изменения количества позвонков особенно легко вызываются и дают наибольшие колебания. Температурные воздействия в более позднее время уже не ведут к изменению количества позвонков. Чувствительный период для плавников отличается от чувствительного периода для позвоночника: для анального плавника он лежит в пределах 160—300 градусо-дней, для спинного плавника — 215—[illegible], а для грудного — 215—450 градусо-дней.

Очень сильные повреждающие температурные воздействия также действуют в разном возрасте по-разному. При перегреве куриных яиц на 2-й день инкубации у цыплят появляется много уродств головы, глаз, челюстей, а при перегреве на 3—5-й дни — эктопия, деформация сердца, печени, желудка. Температурные воздействия в другое время этих уродств не вызывают (Отрыганьев, 1951).

Еще в начале нашего века Н. П. Чирвинский (1909, 1926—1927) в оригинальных больших исследованиях, а за ним и ряд других авторов отмечали, что от недокорма как в эмбриональный, так и в постэмбриональный период в первую очередь страдают, т. е. недоразвиваются, те части скелета, которые в это время растут наиболее интенсивно, и меньше те, которые в период недокорма мало растут. Усиленное кормление в определенный период развития действует так же избирательно, как и недокорм: особенно усиливаются развитие и рост тех скелетных частей, которые в период обильного кормления обладают наиболее высокой степенью роста.

Объяснение этой, четвертой, особенности, а также и разбираемой ниже пятой особенности реагирования развивающегося организма лежит, в частности, в том, что каждый орган развивается на какой-то предшествующей ему морфо-физиологической основе. Воздействуя на эту основу, можно изменить тот орган, который она дает. Позже, когда данный орган развился, этой основы либо уже нет, либо она перешла в другое состояние, которое исключает возможность продуцировать тот орган, который она давала раньше. Хорошим примером этому может служить развитие шерстного покрова овец, изученное Н. А. Диомидовой (1955 и др.). Как уже говорилось выше, путем изменения уровня и типа кормления суягных маток в период закладки волос у плода можно воздействовать на увеличение их количества. На более поздних стадиях резко изменяется строение эпидермального слоя, что ведет к невозможности его деятельности как репродуктора волос.

Пятой особенностью реакции организма на внешние воздействия в ходе его развития является то, что видимые результаты этих воздействий проявляются не сразу, а через некоторое время.

Так, для того чтобы изменить количество позвонков у Salmo, необходимо определенное температурное воздействие во время гаструляции или в непосредственно следующий за ней период. Отсутствие перемычки в органе обоняния осетровых рыб — ненормальность, внешне проявляющаяся у личинок в возрасте 7—12 дней после вылупления, является результатом определенных условий инкубации [4]. Половая скороспелость и

[4] Эта ненормальность заключается в недоразвитии перемычки, разделяющей переднее и заднее носовые отверстия, и внешне такой орган обоняния имеет вид одной крупной открытой ямки (Садов, 1951).

яйценоскость кур в известной мере определяются условиями инкубации (Кучковская, 1950; Орлов и Кучковская, 1954; Кушнер и Вейцман, 1950), молочная продуктивность коров — условиями эмбрионального развития (Пшеничный, 1955) и т. д.

Необходимо обратить внимание на то, что последствия различных воздействий сказываются через различные сроки; результаты одних проявляются довольно быстро, а других — лишь на значительно более поздних стадиях развития. Так, например, у осетровых рыб жабры (а также и некоторые другие образования, связанные с дыханием) формируются определенным образом в зависимости от степени содержания кислорода в воде, куда помещена молодь: если дать личинкам в период формирования жабр воду с надлежащим содержанием кислорода, то они разовьются нормально, а при резко повышенном — ненормально. То же наблюдается в отношении других органов в тех случаях, когда те или иные их особенности формируются под непосредственным влиянием функции (например, формирование особенностей кишечника в зависимости от пищи).

Иначе обстоит дело с формированием перемычки в органе обоняния осетровых рыб. Развитие или отсутствие этой перемычки определяется не условиями среды обитания 7—12-дневной личинки, у которой эта перемычка образуется, а условиями инкубации, т. е. здесь между неблагоприятным воздействием и внешними проявлениями его результатов протекает довольно большой отрезок времени. Аналогичная картина, т. е. длительный разрыв между временем температурного воздействия и его результатом, наблюдается у Salmo в отношении закладки того или иного количества позвонков и лучей плавников. Еще больший разрыв между временем воздействия и его результатом имеет место в отношении яйценоскости кур и молочности коров, о которых я только что говорил.

Шестая — и последняя — отмечаемая мною особенность реагирования животных на внешние воздействия заключается в известной необратимости происшедших изменений: воздействиями на более поздние стадии развития обычно нельзя (или можно лишь частично) снять результаты более ранних воздействий. Так, увеличенное или уменьшенное количество позвонков или лучей плавников, возникшее под влиянием определенных температурных воздействий, сохраняется на всю жизнь и не может быть никакими воздействиями на более поздних стадиях возвращено к среднему их количеству. Ненормальные, т. е. оставшиеся открытыми, органы обоняния осетровых не могут быть возвращены к норме воздействиями на более поздние стадии развития (Садов, 1951) и т. д.

В животноводстве вопрос о возможности регулирования на более поздних стадиях развития животных тех изменений, которые возникли на более ранних, очень важен, он интересен в первую очередь с точки зрения возможности исправления результатов ухудшенных условий развития улучшением этих условий на более поздних стадиях. На этот вопрос отрицательно отвечали еще много лет назад наши крупные животноводы, начиная с Н. П. Чирвинского (1919) и А. А. Малигонова (1925). К настоящему же времени — хотя еще далеко не все вопросы проблемы исправления результатов ухудшения условий развития выяснены — в этой области накопилось такое количество фактов, что невозможность полного исправления последствий нарушений, возникших в ходе развития, стала в животноводстве общеизвестной истиной, вошедшей в учебники (Борисенко, 1952, стр. 113—117) и учитываемой в практике (Штейман, 1954, стр. 21). Но если о полном исправлении последствий влияния ухудшенных условий развития вряд ли можно говорить, то частичное, возможно, имеет место. К. Б. Свечин, изучая рост и развитие сельскохозяйственных млекопитающих, отмечает, что монгольские бычки, отставшие в развитии за эмбриональный период, проявляют тенденцию в первые 2 месяца после рождения компенсировать эту отсталость более интенсивным ростом.

Однако их недоразвитие в течение эмбриогенеза не может быть полностью компенсировано в последующие периоды жизни (Свечин, 1953, стр. 91).

Если рассматривать разобранные мною шесть особенностей реагирования развивающегося животного на внешние воздействия с точки зрения возможностей управления его формированием, то оказывается, что животный организм изменяется под влиянием внешних воздействий в течение всей своей жизни, но при этом и воздействия на организм и реакции самого организма в различных возрастах различны. Поэтому при разведении животных, так же как и растений, нельзя ограничиваться воздействием в какой-либо один или некоторые периоды их жизни в расчете получить взрослых животных, отличающихся определенными особенностями. Необходимо направленное воспитание животного в ходе всей его жизни (Пшеничный, 1955).

Приведу два примера. Н. А. Диомидова (1955), Е. П. Панфилова (1955) и другие авторы показывают, что густота шерстного покрова овец зависит от условий как эмбрионального, так и постэмбрионального развития. Закладка волосяных фолликулов происходит у овец лишь в эмбриональный период, и определенные условия эмбрионального развития влияют на количество закладывающихся волосяных фолликулов. В постэмбриональный период уже нельзя добиться закладки дополнительных фолликулов, но условия постэмбрионального развития определяют, разовьются ли волосы из всех заложившихся фолликулов, или только из той или иной части их.

Молочность коровы определяется рядом факторов. Во-первых, воздействием материнского организма в период эмбрионального развития. Если, например, беременность коровы протекает при высоком уровне лактации, то плод, как правило, развивается в высокомолочную корову, и наоборот (Пшеничный, 1955). В постэмбриональный период большее значение имеет уровень и тип кормления растущей телки.

Как показывают исследования ряда авторов, различие в кормлении животных в постэмбриональный период приводит к созданию разных их типов, в частности молочного или мясного. Так, еще П. Н. Кулешов (1879) указывал, что только при кормлении объемистыми кормами возможно из молодняка получить хороших молочных животных. Туловище такого теленка делается бочкообразным, кишечник длинным, жировая ткань слабо развивается. В то же время животные, содержащиеся на концентрированном корме, имеют очень широкую грудную клетку, короткие грудные позвонки, окислительные процессы у них замедлены. Такие животные отличаются хорошими мясными качествами, но слабой молочностью. Правильно воспитанные молочные животные имеют более длинный и более вместительный пищеварительный аппарат и легкие большего размера, чем у мясного скота.

Различные типы животных создаются в результате различных условий кормления молодняка потому, что разные органы по-разному реагируют на особенности питания. Н. П. Чирвинский (1894) отмечал, что костяк и органы пищеварения изменяются независимо друг от друга. Выращивая молодых животных при различных условиях, мы можем по желанию: 1) содействуя развитию желудочно-кишечного канала подавить развитие костяка — для этого нужно питать животных объемистым, малопитательным кормом, даваемым вволю; 2) одновременно подавлять развитие и того и другого, питая животных скудными порциями малообъемного корма; 3) подавить развитие пищеварительной трубки и содействовать развитию костяка обильными дачами малообъемного корма и, наконец, 4) развивать одновременно как костяк, так и пищеварительные органы, кормя животных довольно питательной грубой пищей, сдабриваемой небольшими порциями концентратов.

Завершающим моментом в формировании молочной коровы является функциональное воздействие — раздой. Следовательно, высокомолочную

корову нельзя получить только раздоем, или только правильным кормлением молодняка, или только созданием оптимальных условий эмбрионального развития; желаемый результат даст лишь направленное воспитание животного в ходе всего его развития.

Однако не только морфо-физиологические особенности взрослых животных являются результатом различных процессов, протекающих в ходе их развития, но и приспособления к определенным условиям существования вырабатываются в ходе развития, а не являются следствием тех или иных условий жизни самих взрослых животных. Это хорошо видно, например, на температурных адаптациях.

При выдерживании производителей (самцов и самок) вьюнов при высокой (20°) и низкой (2°) температуре оказалось (Монич, 1954), что зародыши, развивающиеся из «теплой» икры, более стойки к высоким температурам, чем зародыши из «холодной» икры. Наоборот, зародыши, развивающиеся из «холодной» икры, оказались более стойкими к низким температурам, чем зародыши из «теплой» икры.

И. Я. Прицкер (1954) инкубировал куриные яйца при разных температурах (36, 37,5 и 39°), а затем выращивал полученных таким образом цыплят при 22—24 и при 8—12°. Оказалось, что цыплята, выведенные при 36°, лучше всего приспособлены к «холодному» выращиванию и при 8—12° выживают к 20-му дню на 100%. Наоборот, цыплята, выведенные при 39°, дают в тех же условиях 42,9% отхода. По росту они также отстают от «36°-ных». При «теплом» выращивании (22—40°) цыплята, выведенные при 36°, дают уже 67% отхода, а выведенные при 39° — 31,3%.

И. Г. Рогаль (1955) указывает, что при «холодном» методе выращивания температура среды вызывает в организме телят глубокие и устойчивые изменения, в основе которых лежит перестройка терморегуляционной деятельности центральной нервной системы. Этот метод выращивания делает животных приспособленными к низким температурам среды, и, напротив, они плохо переносят высокие летние температуры.

Приспособленность к перевариванию определенной пищи, так же как и температурные адаптации, вырабатывается в ходе развития. В. Ф. Красота (1954) нашел, что у молодняка крупного рогатого скота, потребившего за первые 6 месяцев больше грубых кормов, кишечник не только приобретает ряд морфологических особенностей, отличающих его от кишечника телят того же возраста молочно-концентрированного кормления, но и более приспособлен к перевариванию грубых кормов: у молодняка, выращенного на грубых, труднее перевариваемых кормах, количество выделяющегося за 30 мин. желудочного сока больше на 35—50 *см*³ и он обладает большей переваривающей силой, чем у молодняка, выращенного на молочно-концентрированных кормах.

Те особенности реагирования развивающегося животного организма на внешние воздействия, которые я отметил, имеют весьма общий характер и свойственны представителям всех разводимых групп позвоночных (рыбам, птицам и млекопитающим). Для того чтобы иллюстрировать эту общность, я и приводил примеры, взятые из работ по всем трем классам. Однако сравнение с материалами из области растениеводства, и в первую очередь с результатами работ И. В. Мичурина, показывает, что эти особенности оказываются свойственными не только животным, но также и растениям, а потому могут рассматриваться как общебиологические закономерности.

Я не имею возможности проводить здесь более детальное сравнение животных и растений с этой точки зрения и остановлюсь только на двух обобщениях, или закономерностях, И. В. Мичурина: на различной пластичности организмов в различном возрасте и на связи всех стадий развития друг с другом. Эти две закономерности включают и обобщают все рассмотренные мною особенности реагирования развивающихся животных на внешние воздействия.

Первой общебиологической закономерностью можно считать известное положение И. В. Мичурина, заключающееся в том, что организм обладает наибольшей пластичностью на ранних стадиях развития и при воздействии на эти стадии способен в наибольшей степени изменяться; по мере развития эта способность постепенно падает, и взрослый организм лишь слабо реагирует на изменение условий своего существования.

Вторая общебиологическая закономерность заключается в том, что заметно изменять организм в целом и отдельные его органы тогда, когда они вполне сформированы, уже поздно; для их изменения нужно воздействовать на организм в период развития этих органов, иногда на очень ранних стадиях, когда еще нет даже их видимых зачатков. Следовательно, изменять организм можно не переделкой уже сформированного, а заблаговременным направлением процесса развития в желаемую сторону. При этом видимые проявления определенных воздействий могут обнаружиться не сразу, а лишь через некоторый, и иногда очень продолжительный, срок. Приведенные выше примеры из области животноводства, иллюстрирующие это положение, я повторять не буду. В качестве же примеров из области растениеводства я отмечу наблюдения И. В. Мичурина по пересушке семян и акад. Т. Д. Лысенко — по яровизации.

И. В. Мичурин обнаружил, что подсушивание и различные сроки хранения семян сказываются на особенностях взрослых плодоносящих растений. Пересушенные и годами хранившиеся семена огурцов и дынь дают более урожайные растения; при пересушке же семян яблонь и груши получаются деревья с ухудшенным качеством плодов. Т. Д. Лысенко показал, что для переделки озимых растений в яровые необходимы определенные воздействия не в период их окончательного формирования, а в начале развития — на стадии яровизации.

И у растений и у животных не только строение, но и приспособленность взрослых организмов к измененным условиям существования достигается не постепенной адаптацией самого взрослого организма, а путем приспособления к новой среде с ранних стадий развития. Ярким подтверждением наличия этой закономерности в развитии растений являются результаты первоначального опыта И. В. Мичурина по акклиматизации южных форм путем простого их переноса в более северную зону, на что ученый потратил несколько лет и что окончилось полной неудачей. Как показали его более поздние работы, эта акклиматизация оказалась возможной лишь путем посева в новом месте семян и дальнейшего соответствующего воспитания сеянцев. С этими наблюдениями И. В. Мичурина сходно то, что я отмечал в отношении приспособления к температурным условиям у животных.

Итак, основные закономерности реагирования на внешние воздействия у животных и у растений одни и те же. Это объясняет нам, почему принципы воспитания растений, выдвинутые И. В. Мичуриным, могут быть использованы (и действительно используются) в животноводстве.

Учение И. В. Мичурина о различной пластичности организма в разные периоды его онтогенеза и о том, что взрослый организм изменяется в результате воздействий на ход развития, получило широкое распространение не только среди растениеводов и ботаников, но и среди животноводов и зоологов. Однако среди зоологов оно не пользуется еще всеобщим признанием. Корни этого восходят к Геккелю и его последователям, а также и к концепции Вейсмана.

Как известно, Э. Геккель (1866—1894) считал, что филогенез является «механической причиной» онтогенеза, т. е. филогенез творит онтогенез, причем под филогенезом Геккель понимал эволюцию взрослых животных. Согласно его взглядам, новые признаки приобретаются во взрослом или близком к нему состоянии, когда все органы закончили процесс своего формирования и выполняют дефинитивную функцию. В ходе эволюции эти приобретенные признаки сдвигаются на все более ранние стадии, а за

взрослом состоянии их место занимают вновь возникающие признаки, в свою очередь потом сдвигающиеся на более ранние стадии, и т. д. Мнение Геккеля о том, что эволюционные изменения возникают во взрослом или близком ко взрослому состоянии, исходит из представлений о наследственном влиянии упражнения и неупражнения, причем имеется в виду дефинитивная функция органов.

Хотя Вейсман и держался иных взглядов на вопрос о факторах эволюции, чем Геккель, но он также считал, что «новые признаки возникают первоначально на последней стадии онтогенеза. Затем они постепенно сдвигаются на более ранние стадии онтогенеза и вытесняют, таким образом, более старые признаки вплоть до полного исчезновения последних» (A. Weismann, 1875, S. 68—72).

Позицию, противоположную взглядам Геккеля и Вейсмана, занимал А. Н. Северцов. В своей теории филэмбриогенеза он утверждал, что «эволюционные изменения состоят в изменении хода онтогенетического развития» (Северцов, 1939, стр. 399), т. е. что «эволюция формы, величины, строения и положения органов взрослых животных является непосредственным следствием происходящих в течение филогенеза изменений в ходе онтогенеза этих органов» (стр. 454). При этом А. Н. Северцов находит, что эти изменения могут возникать у животных на всех стадиях развития, вплоть до взрослых. Однако на разных этапах развития возможности изменения различны; с возрастом они постепенно уменьшаются, поскольку процесс морфогенеза отдельных органов завершается на различных стадиях развития всего организма, а изменения могут происходить лишь на тех стадиях, когда развивающийся орган еще является достаточно пластичным, чтобы иметь возможность изменять свою структуру, форму и т. п. Кроме того, масштабы изменений в разных возрастах различны. Так, изменения на ранних стадиях (архаллаксисы) могут быть очень крупными: «путем архаллаксиса происходит не только перестройка органов, но и действительное их новообразование» (стр. 452). С другой стороны, «... надставка конечных стадий (анаболия) представляет собою путь постепенного преобразования органа. Это зависит от того, что в данном случае эволюция исходит из такой начальной стадии развития, когда орган является уже во многих отношениях вполне готовым образованием..., перспективные его потенции гораздо ограниченнее, чем на ранних стадиях развития» (стр. 451).

Как видно из изложенного, взгляды А. Н. Северцова совпадают со взглядами И. В. Мичурина в том отношении, что оба они считают причиной изменения взрослого организма изменения, возникающие в ходе его развития, а изменения, возникающие в разные периоды индивидуального развития, признают неравнозначными и полагают, что возможности изменений в ходе онтогенеза уменьшаются. Однако если А. Н. Северцов и И. В. Мичурин и сходятся в оценке роли индивидуального развития для эволюции взрослого организма, то вопросы, которые они ставят на разрешение, различны. И. В. Мичурин рассматривает причины, вызывающие изменения, его интересует вопрос о том, какие внешние воздействия и на каких стадиях развития вызывают изменения взрослого организма, тогда как А. Н. Северцов «пытается разрешить вопрос о том, как происходят и в какой период жизни возникают те изменения органов, которые ведут к филогенетическому преобразованию строения взрослого организма» (Северцов, 1939, стр. 397). Каковы же были конкретные причины, которые вызывали изменения,и когда они воздействовали на организм — эти вопросы А. Н. Северцов полностью оставляет в стороне, указывая лишь в общей форме, что этими причинами являются изменения внешней среды. Другими словами, вопросы управления развитием перед А. Н. Северцовым не стояли, тогда как для И. В. Мичурина они были центральными.

Я остановился на рассмотрении теории филэмбриогенеза несколько подробнее, так как среди теоретических исследований, посвященных раз-

бору взаимоотношений между индивидуальным и историческим развитием животных, теория филэмбриогенеза А. Н. Северцова занимает первое место как по широте охвата проблемы и глубине ее разработки, так и по обилию фактического материала, положенного в ее основу, а также и потому, что концепция А. Н. Северцова подверглась резкой критике с позиций Геккеля на совещании по вопросам морфологии животных[6].

В своем докладе на этом совещании Г. К. Хрущов (1953) утверждал, что одна из главных ошибок А. Н. Северцова, разделяемая его учениками, лежит в «трактовке эмбрионального развития как источника филогенетических преобразований организма» (стр. 15) и «заключается в переоценке роли эмбриональной изменчивости в историческом развитии животного мира» (стр. 16); «переоценка зачаточных стадий развития в приспособлении организмов к меняющимся условиям жизни является одной из основных методологических ошибок А. Н. Северцова и его учеников. Их позиция в этом вопросе находится в коренном противоречии с павловским учением, с мичуринской биологией» (стр. 17). Сопоставляя взгляды А. Н. Северцова и Э. Геккеля на взаимоотношения индивидуального и исторического развития, Г. К. Хрущов считает более правильными взгляды Геккеля: «В нашей учебной литературе по общей биологии и дарвинизму нередко указывается, что формула Геккеля в оценке отношений между онто- и филогенезом, которая оценивает филогенез как причину онтогенеза, является односторонней и поэтому неверной, а формула А. Н. Северцова, которая онтогенез считает причиной филогенеза, будто бы более многосторонняя и верна. С этим никак нельзя согласиться. В формуле Геккеля, несмотря на ее схематизм и механистичность, имеется здоровое материалистическое зерно, которое заслуживает дальнейшей разработки... Нетрудно видеть полное родство теории филэмбриогенеза А. Н. Северцова со всей идеалистической концепцией неодарвинизма» (стр. 13—14).

На геккелевских позициях — признания изменения взрослых животных путем упражнения дефинитивных функций сформированного организма и «отражении приобретенных функциональных изменений производителей в развитии потомства» — стоит и А. Н. Студитский (1955, стр. 21). Обсуждая вопрос об эволюции взрослых животных и управлении этой эволюцией, он видит возможности этого управления только в соответствующих упражнениях дефинитивных функций. Даже на такую функцию, как размножение, можно, по мнению А. Н. Студитского, влиять упражнением: «Путем упражнения функции овуляции — продуцирования яйцевых клеток — была выведена из банкивской курицы, несущей 8—12 яиц в сезон размножения, домашняя курица, способная к ежедневной кладке яиц» (стр. 19). Концепция И. В. Мичурина о необходимости воздействовать на развивающийся организм в ходе всего его развития и об особой пластичности более ранних стадий развития настолько чужда А. Н. Студитскому, что в статье, посвященной вопросу об управлении развитием, он эту концепцию даже и не обсуждает и ничего не говорит о воздействиях на более ранние стадии развития животных.

Если сопоставить обоснованность концепций (в их общей форме) А. Н. Северцова, с одной стороны, и Э. Геккеля и его сторонников — с другой, то можно видеть, что за последние годы количество фактического материала, говорящего в пользу первой концепции, быстро возрастает, делая ее все более и более убедительной и расширяя и детализируя ее. Общее представление об этом материале я попытался дать в настоящей статье. Что же касается противоположной точки зрения, то мне неизвестны исследования последнего времени, которые давали бы фактический

[6] Я не останавливаюсь здесь на истории вопроса о взаимосвязи между индивидуальным развитием животных и их взрослым состоянием, так как этому был посвящен специальный доклад Б. С. Матвеева (1956) на совещании по проблеме индивидуального развития сельскохозяйственных животных (Киев). Доклад Б. С. Матвеева будет опубликован в «Трудах» совещания.

материал, доказывающий ее справедливость. Примеры же из практики животноводства, приводимые А. Н. Студитским в пользу своей точки зрения (Г. К. Хрущов примеров не приводит), трактуются им или односторонне, или неправильно. А. Н. Студитский утверждает, что повышение молочной продуктивности коров, рабочих качеств лошадей (их резвости и грузоподъемности), шерстной продуктивности овец, яйценоскости кур является результатом упражнения соответствующих дефинитивных функций, т. е. раздоя коров, тренировки лошадей, упражнения функций овуляции и т. д., в ходе выведения современных домашних животных. Значение же направленного воспитания животных с ранних стадий их развития он игнорирует. Действительно, животноводам хорошо известно большое значение упражнения дефинитивных функций (например, лактации у коров) в формировании отдельных животных и создании новых пород, и они им широко пользуются. Вместе с тем животноводы знают, что высокую продуктивность может дать лишь правильно выращенное животное, направленное воспитание которого начинается с подбора производителей и заботы о надлежащем ходе эмбрионального и постэмбрионального развития. Напомню приводившиеся мною выше высказывания П. Н. Кулешова и Н. П. Чирвинского о направленном выращивании молочного и мясного скота. Общеизвестно, что плохо выращенное молодое животное (корова или лошадь) никогда не станет высококачественным, как бы ни упражнять его дефинитивные функции.

С другой стороны, далеко не все полезные человеку особенности разводимых животных могут быть усовершенствованы упражнением определенных функций. Так, получение рекордных по шерстности пород овец (например, асканийской тонкорунной, выведенной М. Ф. Ивановым на юге Украины) не было связано ни с каким-либо упражнением функций покровов, ни с содержанием животных в холодном климате. Подобные особенности сельскохозяйственных животных не складывались как прямое приспособление взрослых особей к определенным физико-географическим условиям (как полагает А. Н. Студитский), а вырабатывались соответствующим подбором производителей и условий развития.

Из всего изложенного вытекает, что принцип управления формированием растений, выдвинутый И. В. Мичуриным, — принцип направленного их воспитания условиями среды, воспитания, начинающегося с зарождения организма, полностью справедлив и в отношении животных, и возврат к взглядам Э. Геккеля ничем не оправдан.

Я полагаю, что вопрос о том, что животный организм изменяется под влиянием изменений среды в ходе всего своего развития и что изменения, возникающие в ходе развития, сказываются на более поздних стадиях развития и на взрослых половозрелых особях, можно считать решенным и прошедшим самую взыскательную проверку — проверку практикой. Однако это решение можно рассматривать лишь как самое общее, поскольку перед нами широкая проблема, включающая большое количество крупных вопросов, которые в сущности еще только поставлены и к разработке которых наука об индивидуальном развитии еще только приступает.

В настоящее время одна из основных задач науки об индивидуальном развитии животных заключается в разработке теоретических основ управления развитием, и эту задачу можно считать важнейшим разделом работы по созданию общей теории индивидуального развития. Для того чтобы научиться управлять развитием, необходимо, во-первых, выяснить общие закономерности эволюции индивидуального развития и, во-вторых, имея в виду, что каждый вид и порода животных, а также и одно и то же животное на разных этапах своего развития по-разному связаны с условиями среды, необходимо изучать влияние измененных условий развития и результаты этого влияния не только в их общей форме, но и конкретно для каждого вида и породы животных на каждом этапе их индивидуального развития.

Литература

Аверьянов И. Я., Малышев П. П., Будагов С. М., 1952. О соотношении полов у каракульских ягнят при разных условиях развития их родителей, Каракулеводство и звероводство, № 1.

Анорова Н. С. и Пельгцер С. О., 1951. Сравнение инкубационных качеств яиц кур-молодок и переярок, Птицеводство, № 12.

Борисенко Е. Я., 1952. Разведение сельскохозяйственных животных, Сельхозгиз, М.

[illegible] М. Ф., 1951. Влияние изменяющихся условий развития [illegible] личинок рыб на их физиологическое состояние и выживаемость, Уч. зап. ЛГУ, Серия биол. наук, вып. 29.

Витт В. О., 1953. Значение возраста при разведении животных в свете мичуринской биологии, Науч. конференция по вопр. значения возраста при разведении с.-х. животных, М. 1953а. Некоторые вопросы возрастной физиологии размножения лошадей, там же.

Геккель Э., 1866—1894. Избранные работы, опубликованные в кн.: Ф. Мюллер и Э. Геккель. Основной биогенетический закон, Изд-во АН СССР, 1940.

Гертвиг Р., 1914. О произвольном определении пола, Новые идеи в биологии, Сб. № 7, Изд-во «Образование», СПб.

Диомидова Н. А., 1955. Некоторые закономерности развития кожи у плодов сельскохозяйственных животных, Совещание эмбриол. в Ленинграде 25—31 января 1955 г., Тезисы докл., изд. ЛГУ.

[illegible] С. Б., 1953. Влияние обесклеивания (отмывания) икры осетра и севрюги на ее развитие, Тр. Всесоюз. конференции по вопр. рыбн. хоз-ва, М.

Жегалов С. Б., 1950. Закономерности наследования пола у животных. Усп. совр. биол., т. 30, вып. 1 (4).

Жидких З. А., 1953. Изменение продуктивных и племенных качеств птицы в связи с возрастом, Науч. конференция по вопр. значения возраста при разведении с.-х. животных, М.

Иванов В. Г., 1955. Влияние срока хранения яиц на соотношение полов в потомстве кур, ДАН СССР, т. 100, № 5.

Канаев А. И., 1955. К вопросу влияния возраста производителей карпа на потомство, Рыбн. хоз-во, № 3.

Кащенко А. Х., 1954. Влияние возраста свиней на количество и качество их приплода, Журн. общ. биол., т. 15, № 3.

Коржуев П. А. 1941. Потребление кислорода икрой и мальками осетра (Acipenser güldenstädti) и севрюги (Acipenser stellatus), Изв. АН СССР, отд. биол. наук, № 2.

Коротков А. И., 1952. Окислительно-восстановительный потенциал среды при хранении живчиков и жизненность потомства, Журн. общ. биол., т. 13, № 2.

Красота В. Ф., 1954. Анатомо-физиологические особенности пищеварительного тракта телят при разных условиях выращивания, Журн. общ. биол., т. 15, № 2.

Кулешов П. Н., 1879. Влияние питания на формы живого тела и на характер продуктивности, Изв. Петровск. земледельч. и лесн. акад., вып. III.

Курбатов А. Д., 1954. Влияние физиологического состояния животных и качества их половых клеток на половой состав потомства, Вопр. биол. оплодотворения, изд. ЛГУ.

Курбатов А. Д. и Миняйло Д. Д., 1954. Влияние возраста спариваемых свиней на соотношение полов у потомства, Вестн. ЛГУ, № 1.

[illegible] Н., 1950. Влияние температуры первых дней инкубации на постэмбриональное развитие кур, Тр. Н.-иссл. ин-та птицеводства, т. 21.

Кушнер Х. Ф. и Вейцман Л. Н., 1950. Влияние продолжительности эмбрионального периода жизни цыплят на их последующий рост, развитие и продуктивность, ДАН СССР, т. LXXII, № 1.

Лукина А. П., 1953. Соотношение полов у сельскохозяйственных животных в свете теории жизненности, Журн. общ. биол., т. 14, № 5.

Лысенко Т. Д., 1948. Агробиология, Сельхозгиз, М.

[illegible] А. А., 1935. Исследования по [illegible] сельскохозяйственных животных, XI. Об инфантилизме, неотении и хроническом исхудании у сельскохозяйственных животных. Тр. Кубанск. с.-х. ин-та, т. III, Краснодар.

[illegible]мзина Е. А., 1953. Влияние кратности и времени спаривания свиней на соотношение полов потомства, Вестн. ЛГУ, № 4.

[illegible] Ф. Г., 1953. Влияние возраста производителей карпа на хозяйственные качества потомства, Научн. конференция по вопр. значения возраста при разведении с.-х. животных, М.

[illegible] Б. С., 1955. О механизме передачи потомству приобретенных [illegible]. Совещание по проблеме индивидуальн. развития с.-х. животных, Тезисы докл., Изд-во АН УССР, Киев.

[illegible] В. К., 1952. Оплодотворение, жизненность и пол сельскохозяйственных животных, Журн. общ. биол., т. 13, № 2.

[illegible] И. В., 1948. Избранные сочинения, Сельхозгиз, М.

[illegible] А. А., 1954. Изменение [illegible] температурной адаптации у эмбрионов путем содержания самок в различных температурных условиях, ДАН СССР, т. X[illegible], № 2.

Орлов М. В., 1948. Инкубация яиц, хранившихся разные сроки, Тр. Н.-иссл. ин-та птицеводства, т. 19.
Орлов М. В. и Кучковская Е. Н., 1954. Повышение жизнеспособности и продуктивности кур направленным воздействием внешних условий во время инкубации, Тр. Н.-иссл. ин-та птицеводства, т. 24.
Отрыганьев Г. К., 1951. Биологический контроль в инкубации, Сельхозгиз, М.
Панфилова Е. П., 1955. Влияние организма матери на строение кожи и шерстного покрова у новорожденных тонкорунных и полутонкорунных ягнят, ДАН СССР, т. 104, № 2.
Петской П. Г., 1953. Понятие и типы эмбрионального парабиоза, ДАН СССР, т. LXXXIX, № 6.—1953а. Условия внутриутробного развития Bos taurus, вызывающие явление фримартинизма, там же, т. XC, № 4.
Прицкер И. Я., 1954. Взаимосвязь между температурой инкубации и условиями последующего выращивания цыплят, Птицеводство, № 2.
Пшеничный П. Д., 1955. Основы учения о воспитании сельскохозяйственных животных, Изд-во АН УССР.
Пшеничный П. Д. и Ивицкая Е. Н., 1954. Влияние типа кормления при воспитании тонкорунных овец на их развитие, продуктивность и обмен веществ, Сб. работ по кормлению с.-х. животных, под ред. А. П. Дмитроченко, Сельхозгиз, М.—Л.
Рогаль И. Г., 1955. О холодном методе выращивания сельскохозяйственных животных, Журн. общ. биол., т. 16, № 4.
Садов И. А., 1941. Морфологическая характеристика этапов развития осетровых, Рыбн. хоз-во, № 5. — 1951. Влияние условий инкубации икры на развитие молоди осетра и севрюги, Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, вып. 5.
Свечин К. Б., 1953. Связь между возрастными изменениями роста и продуктивности сельскохозяйственных животных со стадиями их развития и условиями жизни, Науч. конференция по вопр. значения возраста при разведении с.-х. животных, М.
Северцов А. Н., 1912. Этюды по теории эволюции, Киев (цит. по Собр. соч., Изд-во АН СССР, М.—Л., 1945, т. III).—1939. Морфологические закономерности эволюции (цит. по тому же изд., 1949, т. V).
Старков И. Д., 1952. Влияние возраста и многоплодия самок песцов, лисиц, норок и соболей на плодовитость их потомства, Журн. общ. биол., т. 13, № 6.
Студитский А. Н., 1955. Некоторые задачи науки о развитии животных организмов, Вестн. АН СССР, № 2.
Тимченко П. Ф., 1954. О соотношении полов у каракульских овец, Каракулеводство и звероводство, № 2.
Хрущов Г. К., 1953. Критическая оценка «Эволюционной морфологии» А. Н. Северцова и современные задачи морфологии животных. Изв. АН СССР, серия биол., № 4.
Чирвинский Н. П., 1894. Изменение сельскохозяйственных животных под влиянием обильного и скудного питания в молодом возрасте, Хозяин, № 9, 10, 11 (цит. по Избр. соч., Сельхозгиз, 1949).—1909. Развитие костяка у овец при нормальных условиях, при недостаточном питании и после кастрации самцов в раннем возрасте, Изв. Киев. политехн. ин-та (цит. по тому же изд.).—1926—1927. К вопросу о развитии костяка у свиней при нормальных условиях, при недостаточном питании и после кастрации самцов в раннем возрасте (цит. по тому же изд.).
Штейман С. И., 1954. Опыт выращивания высокоудойных коров и полного сохранения молодняка, изд. Всесоюз. об-ва по распростран. полит. и науч. знаний, Серия V, № 6.
Эйдригевич Е. В. и Поляков Е. В., 1953. Влияние возраста родителей на качество потомства у крупного рогатого скота алатауской породы, Журн. общ. биол., т. 14, № 6.
Юдин В. М. и Бригис О. С., 1952. Изменение наследственности и жизненности каракульских овец в зависимости от возраста родителей, Сов. зоотехн., № 4.
Margolena L. A., 1954. Sequence and growth of primary and secondary fiber follicles in karakul sheep, J. of Anim. Sci., vol. 13, No. 4.
Tåning Å. Vedel, 1952. Experimental study of meristic characters in fishes, Biol. rev. of the Cambr. Phil. Soc., vol. 27, No. 2.
Schinkel P. G., 1955. The relationship of skin follicle development to growth rate in sheep, Austral. J. of Agricult. Res., vol. 6, No. 2.
Short B. F., Development of the secondary follicle population in sheep, Austral. J. of Agricult. Res., vol. 6, No. 1.
Weismann A., 1875. Studien zur Descendenstheorie, II. Über die letzten Ursachen der Transmutationen, Leipzig. — 1902. Vorträge über Descendenstheorie, Bd. II, Jena.

ANIMAL RESPONSES TO EXTERNAL INFLUENCES AT DIFFERENT PERIODS OF ONTOGENY

S. V. EMELIANOV

Institute of Animal Morphology. Academy of Sciences of the USSR

Summary

Through its life cycle, from the gametogenese to the adult, animal organism is exposed to different environmental effects, which may cause certain changes in the organism. The causes which bring about changing of the animal are different at different periods and developmental stages. At different periods an organism responds to external influences in a different way: 1) the earlier is an organism exposed to the external influence, the more general character have its changes. The further proceeds development the more selected and specific become the results of the influence exerted on the organism and the less quantity of its organs or parts of them is affected by the single influence; 2) the earlier is exerted the influence on the developing organism, the larger may be the results of it; 3) an animal responds in a different way to the same influences at different developmental periods; 4) certain changes of the whole animal organization or of its single organs may only be caused at a certain developmental period. Changes of the whole organism or of its single organs may be brought about only by means of the turn of the developmental process in the desirable direction and not by means of changing of an already made-up organism or organ; 5) conspicuous results of certain influences exerted on the developing animal become visible only after a period of time; 6) affecting later developmental stages one seldom or never takes away the results of earlier exerted influences.

Animal breeding proves the opinion of A. N. Sewertzoff, who thinks the cause of the changing of adult animals to be the changes rising through their developmental process. The praxis shows the erroneousness of the opposite opinion of E. Haeckel and his supporters who think new characters of an adult organism to be acquired at the adult or near to the adult stage. Both A. N. Sewertzoff and I. V. Mitchurin believe the cause of the changing of adult organisms to be the changes rising through its development, and both of them assume that the chances of changing through the ontogeny decrease due to the gradual decrease of the organism plasticity in the course of the developmental process.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVI 1957 ВЫП. 1

СРАВНИТЕЛЬНО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ МЕТОД И ЕГО ПРИМЕНЕНИЕ В СИСТЕМАТИКЕ И ФИЛОГЕНИИ (НА ПРИМЕРЕ НАСЕКОМЫХ)

А. Г. ШАРОВ

Институт морфологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР

1. ВВЕДЕНИЕ

История изучения индивидуального развития организмов распадается на два основных периода: доэволюционный период, почти исключительно описательный, если не считать натурфилософских обобщений о «лестнице форм» в индивидуальном развитии, повторяющей «лестницу форм» в природе, и эволюционный период, когда на стадии индивидуального развития стали смотреть как на результат длительного процесса эволюции. Анализ особенностей индивидуального развития стал дополняться синтезом полученных данных, выводами о филогенетическом взаимоотношении различных групп организмов. Естественно, что для филогенетических выводов и заключений необходима была теория эволюции индивидуального развития. Иными словами, необходимо было установить, каковы закономерности изменения онтогенеза в историческом развитии и как историческое развитие отражается в индивидуальном развитии потомка.

Такую теорию впервые дал Дарвин в разделе «Эволюция и эмбриология» своего основного труда «Происхождение видов». Он считал, что эволюция организмов осуществляется путем изменения стадий всего индивидуального развития, хотя ранние стадии, по его мнению, менее изменчивы, чем поздние; каждая стадия имеет свою историю; дефинитивная стадия не выделялась им как стадия, имеющая особые свойства — создавать онтогенез. Эти положения Дарвина не были должным образом поняты и оценены его современниками, о чем он сам писал с некоторым сожалением в автобиографии. Только в последнее время, в основном в работах Б. С. Матвеева (1946, 1947), взгляды Дарвина получили должную оценку и правильное освещение.

Ф. Мюллер, а вслед за ним и Э. Геккель, выступая как защитники дарвинизма, вместо развития представлений Дарвина об эволюции онтогенеза, пошли по пути искажения его идей в этом вопросе. Конечным результатом выхолащивания взглядов Дарвина о соотношении индивидуального и исторического развития было создание Геккелем «Великого основного биогенетического закона», как он сам его именовал. Вопреки представлениям Дарвина об эволюции организмов путем изменения всех стадий индивидуального развития, Геккель отводит в этом процессе исключительную роль взрослой стадии, выделяя изменения этой стадии как особые, отличающиеся от изменений предшествующих стадий тем, что только изменения взрослой стадии и создают онтогенез. Изменения всех предшествующих стадий индивидуального развития, представляющих, по

Геккелю, остатки некогда существовавших дефинитивных стадий, не имеют никакого отношения к филогенезу и лишь затемняют предковое состояние этих стадий; в отличие от так называемых палингенезов, эти изменения «или не имеют никакого филогенетического значения, или филогенетическая роль их весьма невелика» (E. Haeckel, 1891).

В России развитие взглядов Дарвина пошло в ином направлении — по линии дальнейшей углубленной разработки идеи эволюции всех стадий онтогенеза в историческом развитии. А. О. Ковалевский и И. И. Мечников создали сравнительно-эмбриологическое, или точнее — сравнительно-онтогенетическое, направление, так как предметом их исследований был не только период эмбрионального развития, но и постэмбриональный отрезок онтогенеза. Сущность сравнительно-онтогенетического метода исследований А. О. Ковалевского и И. И. Мечникова заключалась в сравнении индивидуального развития различных групп животных, которое позволяло делать выводы об их родственных связях (например ланцетника — с беспозвоночными животными, асцидий — с позвоночными и т. д.) и изменениях онтогенеза у представителей той или иной группы в историческом развитии. Метод сравнительного изучения онтогенезов, впервые примененный в исследованиях А. О. Ковалевского и И. И. Мечникова, в противоположность методу исследований Геккеля, оказался наиболее плодотворным и в последнее время широко используется в исследовании закономерностей изменения онтогенеза в историческом развитии (Матвеев, 1936, 1937; Махотин, 1940; Сергеев, 1943; Захваткин, 1949, 1953; Шаров, 1953, и др.).

В предлагаемой статье приводятся некоторые примеры применения сравнительно-онтогенетического метода для расшифровки отдельных, неясных еще сторон эмбрионального и постэмбрионального развития насекомых, а также значения этого метода для систематики и филогении насекомых; кроме того, обсуждается вопрос о характере изменений индивидуального развития в филогенезе на основе данных сравнительно-онтогенетических исследований.

2. СРАВНИТЕЛЬНО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ МЕТОД

Сравнительно-онтогенетическое изучение насекомых — группы, чрезвычайно разнообразной по особенностям индивидуального развития ее представителей, может дать благодатный материал как для филогении и систематики этого класса членистоногих, так и для общих выводов о закономерностях изменения онтогенеза в историческом развитии. В отличие от позвоночных животных, имеющих сравнительно простое постэмбриональное развитие, среди насекомых встречаются такие представители, которые покидают яйцо на стадии, совершенно отличной от дефинитивной. Большая вариабильность личиночных форм, вызванная к жизни необычайно разнообразными условиями их существования, для сторонников биогенетического закона является лишь помехой в исследованиях, так как в особенностях личинок они склонны видеть ценогенезы, не имеющие никакого значения для филогении. А. Вейсман, один из сторонников геккелевского направления, в свое время писал: «Становится все более и более очевидным, что нигде во всем животном царстве онтогения так не была извращена и ценогенетически дегенерировала, как у насекомых» (цит. по O. A. Johannsen a. F. H. Butt, 1941). Такой вывод может возникнуть только при подходе к индивидуальному развитию с позиций биогенетического закона. Напротив, совершенно иное положение имеет место при применении сравнительно-онтогенетического метода: такие «ценогенетические» признаки, как содержание желтка в яйце, наличие или отсутствие зародышевых оболочек, характер бластокинеза зародыша и др., оказываются столь же важными для филогении, как и палингенезы.

А. Дробление, гаструляция и образование зародышевых пластов у насекомых

Сравнительные данные о содержании желтка и характере ранних стадий развития у различных групп многоножек и насекомых приводят нас к выводу об увеличении количества питательного материала — желтка в то время, когда насекомые или их многоногие предки переходили от водного обитания к наземному, роль почвы как промежуточной среды обитания в эволюции членистоногих была убедительно раскрыта М. С. Гиляровым (1949).

Систематические группы	Стадии развития			
	дробление	бластула	гаструла	образование мезодермы
				экт, энт
				ж. к, мез, энт
				энт, ж. к, мез

Рис. 1. Ранние стадии эмбрионального развития многоножек (Pauropoda), бескрылых (Thysanura) и крылатых насекомых (Pterygota)

ж. к — желточные клетки, *мез* — мезодерма, *экт* — эктодерма, *энт* — энтодерма

У примитивных многоножек Pauropoda и Symphyla (O. W. Tiegs, 1940, 1947), живущих в условиях избыточного увлажнения и там же откладывающих яйца, желтка в яйце содержится сравнительно мало; дробление полное, с образованием характерной бластулы с бластоцелем (рис. 1, нижний ряд). Путем тангентального деления одного или двух бластомеров в полость бластулы отделяются бластомеры, представляющие собой клетки энтодермы; в дальнейшем из них образуется эпителий средней кишки. Эта стадия, следовательно, соответствует гаструле — эмбриону с двумя первичными зародышевыми листками. Вслед за этим перегородки между бластомерами исчезают, а из наружного листка начинают выклиниваться отдельные клетки, образуя под ним новый слой — мезодерму (рис. 1, нижний ряд).

У первично-бескрылых насекомых — щетинохвосток (Шаров, 1953), живущих и откладывающих яйца в более сухой среде, чем многоножки,

желтка в яйце значительно больше. Дробление ядер идет без деления яйца (рис. 1, средний ряд). Эта стадия соответствует стадии полного дробления Pauropoda и Symphyla. За ней следует стадия выхода ядер дробления на поверхность желтка, соответствующая бластуле Pauropoda и Symphyla. Следующая за ней стадия, когда образуется бластодерма, разделяющаяся на зародышевую и внезародышевую части, и из области зародышевого пятна выклиниваются клетки, мигрирующие в желток, соответствует гаструле Pauropoda и Symphyla. Выклинивание клеток следует рассматривать как процесс гаструляции, сравнимый с гаструляцией у Pauropus. Такое сравнение подтверждается не только способом образования, но и судьбой этих клеток: после выполнения функции резорбции желтка и питания зародыша большая часть из них образует эпителий средней кишки. Следующая стадия — образование мезодермы — осуществляется у чешуйницы более организованно, чем у Pauropus, а именно путем миграции клеток зародышевой бластодермы из локального очага пролиферации.

У крылатых насекомых (рис. 1, верхний ряд) первые стадии развития сходны с таковыми Thysanura, однако образование энтодермы (желточных клеток) у многих представителей происходит иначе — не путем выклинивания клеток из бластодермы, а за счет остающихся в желтке ядер дробления[1]. Несмотря на иной способ образования энтодермы, бластодермальную стадию насекомых следует гомологизировать не с бластулой, как предлагают К. Н. Давыдов (1914), П. П. Иванов (1915) и др., а с гаструлой. Специализация энтодермы в качестве желточных клеток у большинства крылатых насекомых зашла так далеко, что эпителий средней кишки образуется уже из других зачатков; однако у стрекоз (Чупрова, 1901) и некоторых саранчовых (R. R. Stuart, 1935) желточные клетки принимают участие в образовании дефинитивного эпителия средней кишки.

Следующая стадия — образование мезодермы — осуществляется у большинства крылатых насекомых путем впячивания срединного участка зародышевой полоски (рис. 1, верхний ряд). Эта стадия сравнима только со стадией образования мезодермы у рассмотренных выше представителей членистоногих и представляет собой наиболее совершенный способ осуществления этого процесса.

Б. Возникновение и эволюция эмбриональных оболочек насекомых

Эмбриональные оболочки насекомых — амнион и сероза, которые сторонниками биогенетического закона рассматриваются как ценогенезы, не играющие роли в филогении, имеют свою историю и указывают нам на общность насекомых с определенной группой многоножек — классом Symphyla. Сравнительно-онтогенетические данные показывают, что эмбриональные оболочки возникли на основе бластокинеза — процесса, первоначальным назначением которого было перемещение зародыша к новым, еще не усвоенным участкам желтка; однако они могли возникнуть только в том случае, когда бластокинез осуществлялся в самом начале формирования зародышевой полоски, до ее сегментации (Шаров, 1953).

У Symphyla (рис. 2, верхний ряд) желтка в яйце сравнительно мало и бластокинез осуществляется для перемещения зародыша к отдаленным участкам желтка. У Machilidae (рис. 2, второй ряд сверху) желтка в яйце значительно больше. При бластокинезе зародыш оказывается на дне

[1] У Thysanura небольшое число ядер дробления также остается в желтке.

борозды впячивания и на поверхности яйца остаются только боковые края эмбриона. Такой эмбрион оказывается более защищенным, чем эмбрион Symphyla. Бластокинез, следовательно, приобретает здесь еще и

Систематические группы		Зародышевая полоска до сегментации	Начало сегментации зародышевой полоски	Эмбрион в период обрастания желтка	Конечный этап обрастания желтка
Symphyla (по Тигсу)					
Thysanura	Machilis (по Геймонсу)				
	Lepisma		c a		
Orthoptera (по Иванову и Рунвалу)			a c		
Coleoptera (по Тигсу и Муррею)		a	a c	a c	a c

Рис. 2. Бластокинез эмбрионов Symphyla, Thysanura и Pterygota (по Шарову, 1953)
a — амнион, *c* — сероза

защитную функцию. У Lepismatidae (рис. 2, средний ряд) защитная функция бластокинеза проявляется еще отчетливее: эмбрион впячивается в желток и совершенно изолируется от контакта с оболочками яйца благодаря смыканию над эмбрионом внезародышевой бластодермы. Впячивающаяся вместе с эмбрионом часть внезародышевой бластодермы представляет собой амнион, а оставшаяся на поверхности — серозу. Однако время пребывания эмбриона в полости амниона оказывается крайне малым; после завершения сегментации происходит выход его на поверхность желтка. Более длительная и совершенная изоляция зародыша наблюдает-

ся у прямокрылых (рис. 2, второй ряд снизу) и других крылатых насекомых. У большинства насекомых с полным превращением, особенно у тех, которые откладывают яйца открыто — на листья, стебли, стволы деревьев

Систематические группы	Зародышевая полоска до сегментации	Начало сегментации зародышевой полоски	Эмбрион в период обрастания желтка	Конечный этап обрастания желтка
Pauropoda (по Тигсу)				
Chilopoda (по Иванову)				
Diplopoda (по Лигнау)	Соответствующая стадия развития отсутствует			
Collembola (по Филипченко)	Соответствующая стадия развития отсутствует			
Diplura (по Уцелю)				

Рис. 3. Бластокинез эмбрионов Pauropoda, Chilopoda, Diplopoda, Collembola и Diplura (по Шарову, 1953)

и т. д., эмбрион развивается под защитой яйцевых оболочек до полного формирования личинки (рис. 2, нижний ряд).

Итак, эмбриональные оболочки насекомых обязаны своим возникновением увеличению запасов желтка в яйце, что, видимо, было связано с выходом предков насекомых из почвы и переходом к открытому существованию; они возникли на основе бластокинеза, осуществляющегося на ранних стадиях формирования зародышевой полоски.

В противоположность Symphyla, зародыш Pauropoda (рис. 3, верхний ряд) развивается без бластокинеза, а постоянный контакт зародыша с желтком осуществляется путем обрастания желтка боковыми краями

зародыша. У более богатых желтком многоножек — Chilopoda и Diplopoda (рис. 3, второй и третий ряд сверху) — развивающийся зародыш первоначально обрастает желток подобно эмбриону Pauropoda и лишь на поздних этапах эмбрионального развития наступает бластокинез. По такому же типу идет развитие Collembola и Diplura (рис. 3, второй и первый ряд снизу), которые обычно рассматриваются как отряды подкласса бескрылых насекомых. Поскольку бластокинез осуществляется у них на поздних этапах эмбрионального развития, когда зародышевая полоска занимает бо́льшую часть поверхности желтка, она не может погрузиться в желток, а внезародышевая бластодерма — сомкнуться над зародышем. В этом случае возникновение бластокинеза не привело к появлению эмбриональных оболочек.

По способу бластокинеза щетинохвостки и крылатые насекомые оказываются близкими к представителям класса Symphyla, что вполне согласуется с выводами из сравнительно-анатомического изучения их взрослых стадий. С другой стороны, Diplura и Collembola по способу бластокинеза оказываются сходными с представителями остальных классов многоножек. Это не случайное совпадение: в настоящее время имеется ряд данных, свидетельствующих о близости этих групп к многоножкам и об искусственности включения их в подкласс бескрылых насекомых; среди насекомых только Thysanura оказываются близкими к крылатым насекомым (R. E. Snodgrass, 1952; Захваткин, 1953; Шаров, 1953).

В. Бластокинез в различных отрядах крылатых насекомых и его значение для систематики и филогении

Как это ни странно, данные эмбриологии в систематике и филогении крылатых насекомых до сих пор почти не использовались. Единственная попытка в этом направлении принадлежит Дорну (A. Dohrn, 1870), который разделил насекомых по положению зародышевой полоски на две большие группы: Ectoblasta, с поверхностно расположенной зародышевой полоской, и Endoblasta, с полоской, погруженной в желток. Если принять современный объем отрядов, то первую группу, по Дорну, составляют отряды Ephemeroptera, Blattodea, Orthoptera, Coleoptera, Trichoptera, Siphonaptera и Diptera; во вторую группу входят Odonata, Thysanoptera, Anoplura, Hemiptera, Lepidoptera и Hymenoptera.

Неестественность таких группировок для всех очевидна, и, оценивая попытку Дорна, Н. Я. Кузнецов (1951) назвал ее безрезультатной. Отчасти неудача Дорна объясняется тем, что методы исследования в эмбриологии насекомых в те времена были еще очень несовершенными, вследствие чего эмбриональное развитие ряда насекомых было описано неверно. Если применить принцип Дорна с учетом современных данных по эмбриональному развитию насекомых, то соотношения двух групп станут более реальными: Ephemeroptera, которые Дорном были включены в первую группу, в действительности должны быть отнесены ко второй группе, так как они имеют погруженную полоску; наоборот, Hymenoptera, имеющие поверхностную зародышевую полоску, должны быть перенесены из второй группы в первую. При такой перестановке первая группа будет включать представителей подотделов Polyneoptera и Oligoneoptera системы А. В. Мартынова (1925, 1938), а вторая группа — представителей Palaeoptera и Paraneoptera и отряд Lepidoptera — единственный отряд, который нарушает стройность системы. Однако если, следуя принципу Дорна, обратиться к тем группам насекомых, эмбриональное развитие которых было изучено после опубликования его исследований, то стройность оказывается значительно более нарушенной: не только у Lepidoptera, но и у Plecoptera, Embiodea, некоторых Orthoptera и Coleoptera зародышевая полоска погруженная, и по этому признаку они должны быть отнесены ко

второй группе, т. е. сближены с представителями Palaeoptera и Paranеoptera, с чем никак нельзя согласиться.

После Дорна исследователи предлагали лишь формальные классификации типов эмбрионального развития насекомых, не отрицая их искусственности и не связывая их с естественной системой [как, например, Иогансен и Бат (O. A. Johannsen a. F. H. Butt, 1941) в монографии «Эмбриология насекомых и многоножек»].

Характеристику насекомых с неполным и полным превращением по эмбриональным признакам дают И. И. Ежиков (1939, 1940, 1941, 1953) и А. А. Захваткин (1953), однако оба автора отмечают, что эти признаки не могут быть использованы как систематические.

Анализ эмбрионального развития представителей различных групп насекомых показывает, что поверхностное или погруженное положение зародышевой полоски само по себе не может служить критерием для установления филогенетических отношений или выделения систематических категорий, так как часто в одной и той же четко обособленной группе насекомых (например, среди Orthoptera или Coleoptera) зародышевая полоска у одних ее представителей может быть поверхностной, а у других — погруженной. Для систематики и филогении часто важен не конечный результат процесса, который может быть конвергентно сходным, а характер самого процесса; в отношении признака, выбранного Дорном, — это не положение зародышевой полоски, а способ образования зародышевых оболочек и способ погружения зародышевой полоски в желток, если такое погружение происходит.

Наиболее примитивный способ образования зародышевых оболочек наблюдается у Thysanura, у которых зародышевая полоска, сгибаясь вентрально, перемещается внутрь желтка на дно мешковидного впячивания (рис. 4, нижний ряд). Можно предполагать, что образование эмбриональных оболочек таким же способом происходило и у первых крылатых насекомых; у современных крылатых насекомых такой способ мы находим среди Plecoptera (A. Miller, 1939, 1940), у которых еще сохраняется вентральное сгибание зародышевой полоски, благодаря чему зародыш оказывается погруженным в желток. У остальных современных Pterygota наблюдается два других, резко различающихся способа образования зародышевых оболочек, которые, видимо, возникли независимо друг от друга.

Первый способ (рис. 4, средний ряд) характеризуется образованием круговой складки внезародышевой бластодермы, которая особенно интенсивно развивается в области головного и хвостового отделов зародыша и, нарастая, смыкается на уровне грудных или задних челюстных сегментов. Вентрального сгибания зародыша при этом не происходит; наоборот, зародыш часто бывает искривлен дорсально благодаря тому, что он оказывается распластанным на желтке по кривизне яйца. При образовании зародышевых оболочек по этому способу головной конец зародыша или остается на том же самом месте, где он был в момент появления зародышевой полоски, или даже продвигается вперед, к переднему полюсу яйца. Такой способ образования зародышевых оболочек характерен для представителей отрядов Blattodea, Mantodea, Isoptera, Phasmatodea, Orthoptera, Embiodea, Dermaptera, Coleoptera, Siphonaptera, Megaloptera, Neuroptera, Raphidioptera, Hymenoptera, Mecoptera[2], Diptera, Trichoptera и Lepidoptera, т. е. для Polyneoptera и Oligoneoptera системы А. В. Мартынова[3]. Среди Polyneoptera у Embiodea (J. C. Kershaw, 1914) и некоторых представителей Orthoptera (V. Graber, 1888), а среди Oligoneoptera — у всех Lepidoptera и у некоторых Coleoptera (W. M. Wheeler, 1889; O. A. Johann-

---

[2] По собственным, еще не опубликованным данным автора.

[3] Эмбриональное развитие Grylloblattodea пока неизвестно, а развитие Strepsiptera настолько видоизменено их паразитизмом, что не дает возможности судить о способе образования эмбриональных оболочек.

sen a. F. N. Butt, 1941) на короткое время или до конца эмбрионального развития желток заполняет пространство между амнионом и серозой, в результате чего зародышевая полоска оказывается погруженной в желток. Вот это обстоятельство и было причиной того, что Дорн включил Lepidoptera в свою группу Endoblasta.

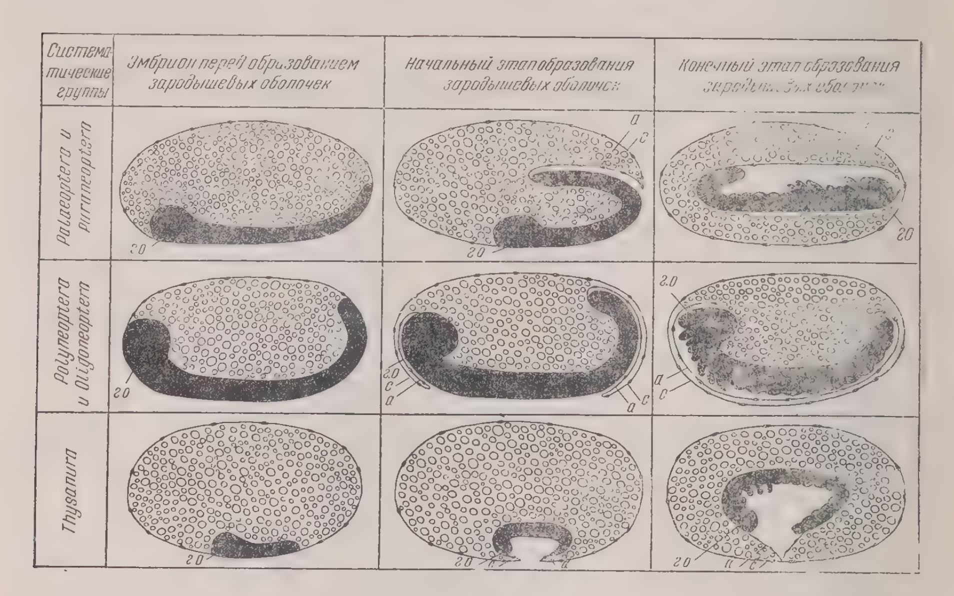


Рис. 4. Способы образования зародышевых оболочек у Thysanura и Pterygota

а — амнион, *с* — сероза, *г. о* — головной отдел зародыша

Второй способ образования эмбриональных оболочек заключается в том, что круговой складки внезародышевой бластодермы не образуется, а хвостовой отдел зародыша погружается внутрь яйца, в желток, увлекая за собой внезародышевую часть бластодермы (рис. 4, верхний ряд), причем зародышевая полоска перемещается по поверхности желтка и в конце концов оказывается целиком в него погруженной. Головной конец зародыша при этом процессе смещается назад от своего первоначального положения и достигает той точки яйца, где до погружения находился его хвостовой конец. Смыкание зародышевых оболочек происходит на уровне головных лопастей зародыша. Такой способ бластокинеза и образования зародышевых оболочек характерен для Ephemeroptera, Odonata, Psocoptera, Thysanoptera, Mallophaga, Anoplura и Hemiptera, т. е. для Palaeoptera и Paraneoptera системы А. В. Мартынова.

Правильность включения в подотдел Paraneoptera отряда Thysanoptera, который в первоначальном варианте системы рассматривался А. В. Мартыновым как представитель подотдела Polyneoptera, а также представленных бескрылыми формами отрядов Mallophaga и Anoplura подтверждается и эмбриологическими данными.

Поскольку Palaeoptera и Oligoneoptera оказываются в одной группировке, необходимо выяснить, является ли такое объединение естественным, т. е. обусловленным родством, или только искусственным, основанным на конвергенции в эмбриональном развитии.

А. В. Мартынов противопоставлял Palaeoptera всем остальным крылатым насекомым — Neoptera, считая, что эти группировки возникли независимо друг от друга из различных по экологии и развитию крыльев группировок первичных крылатых насекомых — Archipterygota: у предков Palaeoptera — обитателей открытых пространств — крылья росли в сто-

роны, а когда выработалась их подвижность, они стали совершать только движения поднятия и опускания; в доказательство роста крыльев у древних Palaeoptera в стороны А. В. Мартынов ссылается на положение зачатков крыльев у ископаемых нимф Palaeodictyoptera, описанных Гандлиршем (A. Handlirsch, 1906—1908); у предков Neoptera — обитателей зарослей, травянистой или лесной растительности, а также скоплений отмерших растительных остатков, — по мнению А. В. Мартынова, крылья росли в стороны и назад, под некоторым углом к главной оси тела, а когда выработалась их подвижность, они стали совершать движения не только вверх и вниз, но и отгибаться назад, т. е. складываться. Однако в настоящее время не существует никаких доказательств того, что у древних Palaeoptera крылья у нимф росли в стороны. Описанные Гандлиршем отпечатки нимф, как показал Карпентер (F. M. Carpenter, 1948), оказались фальшивками: все они не имеют никакого отношения к Palaeodictyoptera, за исключением одного отпечатка, но и он представлен лишь обрывком крылового чехла без каких-либо следов тела, что не дает возможности судить о его положении по отношению к телу нимфы. У современных Palaeoptera зачатки крыльев в онтогенезе развиваются так же, как и у Neoptera. Таким образом, вопрос о различных способах развития крыла у древних Palaeoptera и Neoptera и, следовательно, о независимом происхождении этих групп остается открытым.

Если принять во внимание то обстоятельство, что палеонтологические находки представителей Paraneoptera известны из наиболее древних слоев, содержащих крылатых насекомых, а именно — из намюра (верхний отдел нижнего карбона) Бельгии (D. Laurentiaux, 1952), а также учесть наличие у ископаемых представителей Palaeodictyoptera, в том числе и у классического вида Stenodictya lobata Br., сосущего хоботка, сходного с хоботком у Paraneoptera (D. Laurentiaux, 1952a), допустимо предположение о близости Paraneoptera к Palaeoptera. К этому еще можно добавить, что А. В. Мартынов (1938) в схеме филогенетических отношений отрядов отводит Paraneoptera от самого основания ствола Neoptera, недалеко от места разветвления общего ствола Archipterygota на Palaeoptera и Neoptera.

Близость комплексов Oligoneoptera и Polyneoptera не вызывает сомнений; А. В. Мартынов (1937), в частности, считал предками Oligoneoptera термитообразных представителей Polyneoptera.

Итак, принятая в настоящее время классификация крылатых насекомых, предложенная А. В. Мартыновым, подтверждается в своей основе и данными эмбриологии; те небольшие коррективы, которые при этом вносятся, согласуются с новейшими исследованиями морфологов и палеонтологов.

Г. Типы постэмбрионального развития насекомых и их взаимоотношения

До недавнего времени было принято считать, что полное превращение насекомых возникло из типичного неполного. Лишь недавно М. С. Гиляровым (1949) и А. А. Захваткиным (1953) было высказано мнение, что исходным типом развития при возникновении как неполного, так и полного превращения было более архаичное неполное превращение. М. С. Гиляров считает, что у современных насекомых такой тип развития не сохранился, но он имелся у предков крылатых насекомых, молодые камподеовидные стадии которых жили в почве, а на поверхность выходили только взрослые стадии для спаривания и расселения. А. А. Захваткин приводит как пример архаичного неполного превращения развитие Ephemeroptera; с этим положением можно согласиться только в том случае, если будет доказано, что все те морфологические особенности ранних постэмбрио-

нальных возрастов Ephemeroptera, которые рассматриваются автором как личиночные, не могут быть объяснены влиянием водного образа жизни, так как в противном случае приходится принять происхождение от водных предков если не всех насекомых, то хотя бы насекомых с полным превращением.

Доказательство примитивности метаморфоза Ephemeroptera дают Thysanura, которые, являясь обитателями суши, имеют хотя и сходное с первыми в некоторых чертах, но еще более архаичное развитие, названное мною (Шаров, 1953) протометаболией. Протометаболия характеризуется тем, что из яйца выходит насекомое с личиночными чертами организации (рис. 5, нижний ряд): гомономно расчлененным туловищем, короткими антеннами и церками, гомономно расчлененными конечностями и без каких-либо следов зачатков наружного полового аппарата. Дальнейшее развитие характеризуется постепенным превращением такой личинки во взрослое половозрелое насекомое, по ряду признаков (более гетерономное туловище, большее число члеников усиков и церков, гетерономность конечностей, наличие наружного полового аппарата) отличающееся от ранних возрастов. Для протометаболии характерны периодические линьки в половозрелом состоянии. Протометаболия, по-видимому, была характерна для первых крылатых насекомых — Archipterygota.

Из современных крылатых насекомых следы протометаболии сохранились в наибольшей степени у Ephemeroptera (рис. 5, второй ряд снизу), у которых из яйца выходит личинка, сходная по строению с личинкой Thysanura. При дальнейшем развитии у такой личинки появляются приспособления, связанные с водным образом жизни. Во второй период, так называемый нимфальный, появляются зачатки крыльев, формируются имагинальные глаза. Имеются две крылатые стадии — субимаго и имаго, последняя из которых является половозрелой. Линек в половозрелом состоянии уже не наблюдается.

У большинства насекомых с неполным превращением из яйца выходит особь, сходная по своей организации со взрослой стадией и отличающаяся от нее лишь недоразвитостью крыльев и полового аппарата (рис. 5, средний ряд). Однако у некоторых насекомых с неполным превращением эти нимфальные возрасты сохраняют еще ряд тизанурных черт. Так, у цейлонской уховертки Diplatys gerstaekeri Dohrn (рис. 6) из яйца выходит нимфа, похожая на тизануровидную личинку поденки. Дальнейшее ее развитие, как и у личинок Ephemeroptera, сопровождается увеличением числа члеников усиков и церков, развитием зачатков крыльев и наружного полового аппарата, обособлением грудного и брюшного отделов. При линьке на последний нимфальный возраст сохраняется лишь основной членик церков, который у имаго преобразуется в характерные для уховерток клещи. У большинства других Dermaptera из яйца выходит нимфа, уже имеющая клещи (рис. 5, средний ряд). Сравнение с развитием цейлонской уховертки показывает, что у большинства Dermaptera произошло сдвигание дефинитивных признаков на предимагинальный период, имагинизация постэмбрионального периода развития,— процесс, который, видимо, был ведущим в эволюции от протометаболии к неполному превращению. Результатом имагинизации было сокращение объема постэмбрионального развития и числа нимфальных возрастов.

У насекомых с неполным превращением крылатая стадия только одна, но у некоторых Heteroptera во взрослом состоянии обнаруживаются следы линьки, которая сравнима с линькой субимаго у Ephemeroptera (Михайлов, 1949), однако в этом случае происходит не сбрасывание субимагинальной кутикулы, а лишь прибавление к ней новой порции хитина.

Переходных от протометаболии к полному превращению типов развития в настоящее время не встречается, хотя родственные связи между ними очевидны. У ряда насекомых с полным превращением из яйца выходит тизануровидная личинка, сходная по строению с личинками Thysanura

и Ephemeroptera (рис. 5, второй ряд сверху). После нескольких линек личинка превращается в куколку, которую принято теперь рассматривать

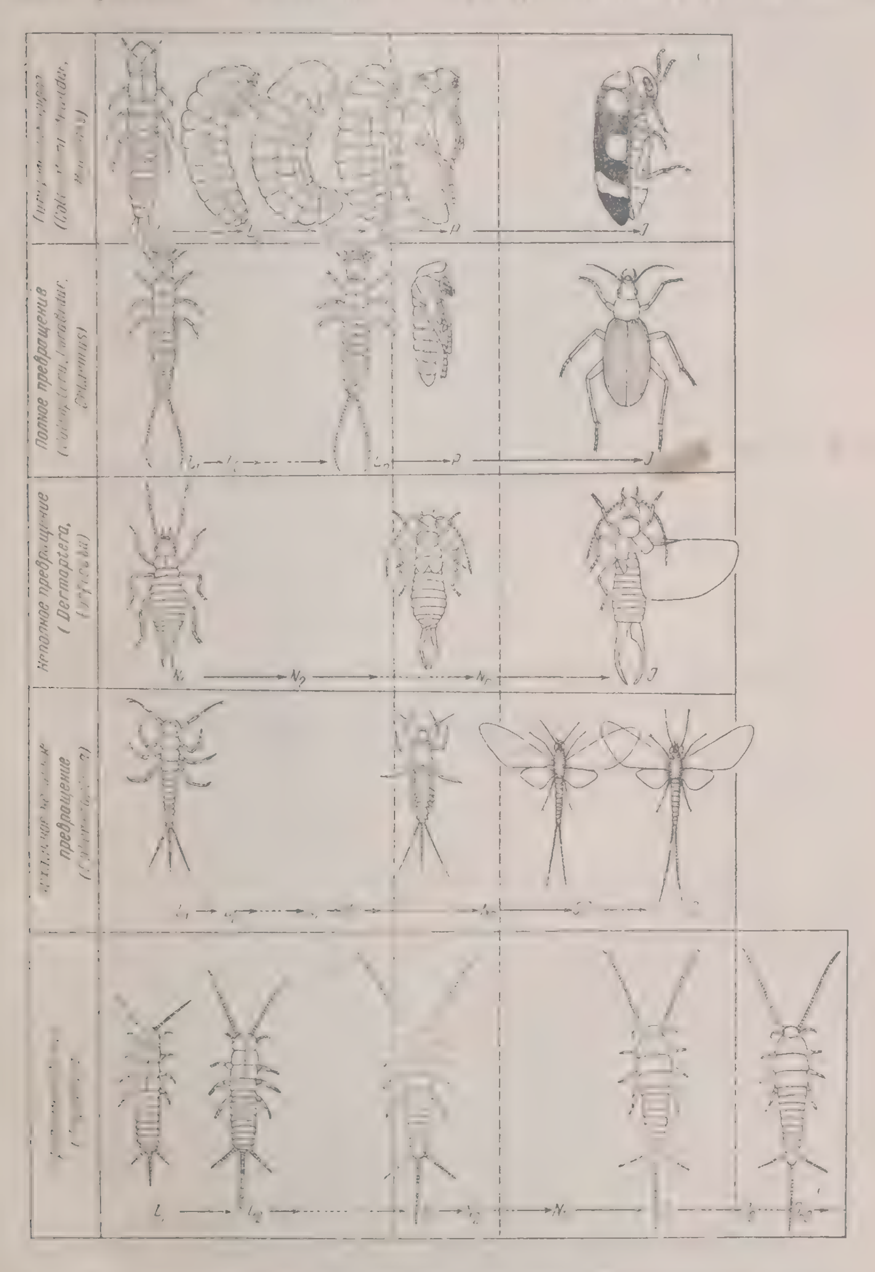


Рис. 5. Соотношение типов метаморфоза насекомых. Соответственные стадии отделены вертикальными пунктирными линиями

L_1, L_2 . . . L_n — личинки I, II возраста и т. д., N_1 N_2 . . . N_n — нимфы I, II возраста и т. д., SI — субимаго, P — куколка, I — имаго, I_1, I_2 . . . I_{50} — имаго I, II . . . L возраста и т. д. [Верхний ряд — по А. А. Захваткину (1931), второй ряд сверху и нижний ряд — ориг., второй и третий ряд снизу — по различным источникам]

как результат конденсации нескольких возрастов, соответствующих предимагинальным возрастам Thysanura и Ephemeroptera. Из куколки выходит

имаго, представляющее, видимо, как и у насекомых с неполным превращением, результат конденсации двух стадий, соответствующих субимагинальной и имагинальной стадиям Ephemeroptera.

Видоизменением такого простого случая полного превращения является гиперметаморфоз. Так, у нарывников рода Mylabris (Захваткин, 1931) из яйца выходит подвижная тизануровидная личинка — триунгулин (рис. 5, верхний ряд), с хорошо развитыми конечностями и органами чувств, задачей которой является отыскание пищи — кубышек саранчовых. После принятия пищи триунгулин линяет и превращается в мешковидную неподвижную вторую личинку, с короткими редуцированными конечностями. Функцией этой личинки является усвоение пищи и накопление запасов питательных веществ. Использовав весь запас пищи, вторая личинка линяет на ложнокуколку — стадию зимовки. У ложнокуколки наблюдается еще бòльшая редукция ног, редуцируются и придатки головы; кутикула уплотняется и становится твердой. Перезимовав, ложнокуколка линяет на третью личинку, похожую на вторую, но не питающуюся, с редуцированными конечностями и (отчасти) придатками головы. Третья личинка превращается в характерную для насекомых с полным превращением куколку. Такой тип развития возник как результат специализации различных личиночных возрастов на выполнении различных функций.

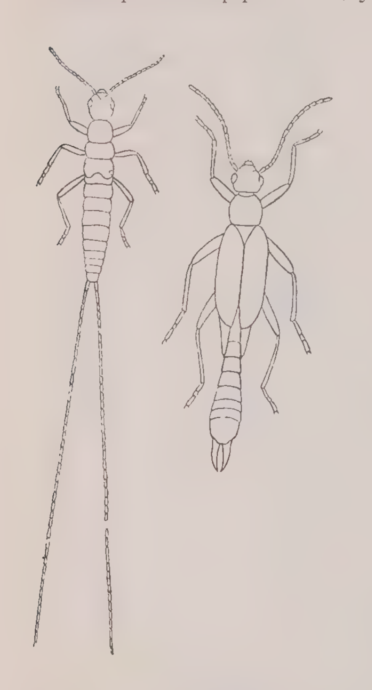


Рис. 6. Нимфа и имаго цейлонской уховертки Diplatys gerstaeckeri Dohrn (по J. O. Westwood, 1881)

Первичность тизануровидной личинки для насекомых с полным превращением доказывается не только ее сходством с личинкой Thysanura, но и сравнением строения личинок в рамках более мелких систематических групп. В отряде Coleoptera живущие в различного рода укрытиях (под камнями, упавшими деревьями, среди речной гальки) или в лесной подстилке личинки семейства Carabidae имеют тизануровидный облик (рис. 7, *а*). У других представителей этого семейства, живущих в более глубоких горизонтах почвы, тизануровидный облик претерпел различного рода изменения. Так, личинки родов Calosoma и Carabus, активно прокладывающие ходы в почве, приобрели сходство с передвигающимися таким же способом личинками Elateridae и Tenebrionidae (Гиляров, 1949); у личинок рода Chilotomus, перешедших к питанию растениями, форма тела изменилась на С-образную, редуцировались церки, стала менее плотной кутикула (рис. 7, *б*). Личинка приобрела сходство с С-образной личинкой хрущей не только в строении, но и в способе передвижения (Гиляров, 1949). Следует, однако, заметить, что, несмотря на такие своеобразные особенности, личинка Chilotomus в строении головы, расположении склеритов и других признаках сохраняет особенности, специфичные для личинок Carabidae.

Хищные личинки семейства Histeridae перешли к своеобразному способу передвижения, напоминающему способ передвижения многих личинок Diptera,— путем сокращения тела и «переливания» внутренних органов в передний его отдел, фиксации заднего конца и проталкивания переднего конца вперед. В связи с этим тело личинки, за исключением головы и короткого грудного отдела, мягкое, с едва заметными склеритами и большим числом складок, сходных с двигательными дисками личинок Cerambycidae,

на спинной и брюшной стороне. Хитинизированная голова и прилегающие к ней сегменты груди дорсо-вентрально уплощены, а задний конец тела личинки расширен, что придает ей сходство с личинками Diptera (рис. 7, *в*). Ноги редуцированы и не принимают никакого участия в передвижении; церки короткие, двучленистые, прилегающие к спинной стороне.

Наибольшее отклонение от тизануровидного типа характерно для личинок Diptera. Даже у личинок наиболее примитивных двукрылых Nematocera (рис. 8, *а*) — отсутствуют конечности и передвижение осуществляется или за счет сокращения, или за счет изгибания тела. Однако у них еще сохраняется хорошо развитая головная капсула. У личинок высших Diptera редуцируется и головная капсула (рис. 8, *б*), а среди личинок семейства Syrphidae наблюдается также и утрата наружной сегментации, как, например, у личинки Microdon, живущей под корой мертвых деревьев и пней (рис. 8, *в*). Благодаря уплотнению покровов спинной стороны личинка потеряла способность к сокращению и изгибанию тела; передвижение происходит только за счет волнообразных сокращений ее брюшной стороны. Такая личинка приобретает внешнее сходство с моллюском, вследствие чего ее неоднократно (последний раз в 1907 г.) описывали как представителя мягкотелых. Однако сходство это чисто внешнее, так как ее внутреннее строение имеет все особенности, характерные для личинок двукрылых. В дальнейшем эта личинка превращается в куколку, а последняя — в имаго, типичное для Syrphidae.

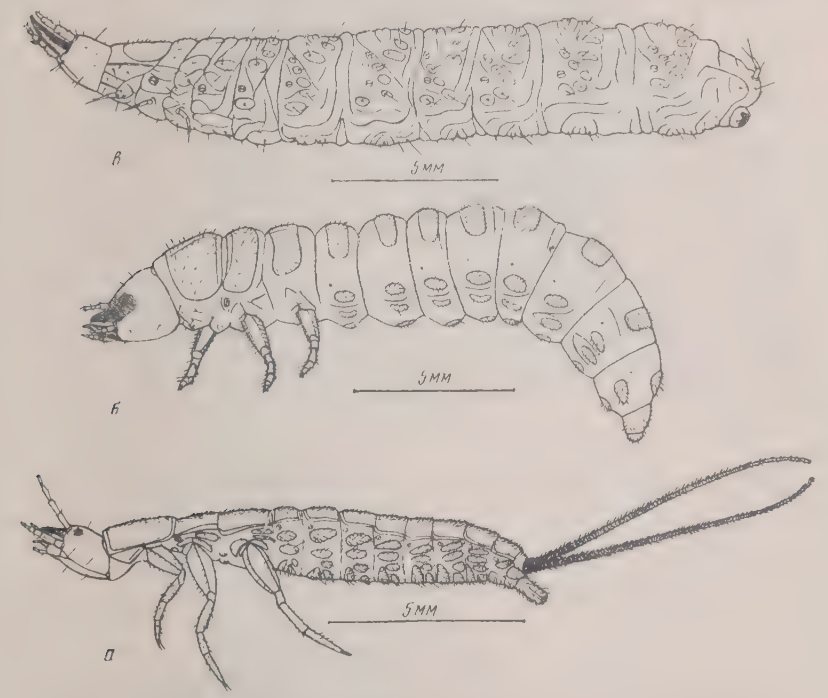


Рис. 7. Типы личинок в семействах Carabidae (*а, б*) и Histeridae (*в*) [*б* — по М. С. Гилярову (1949) (с изменениями), *а* и *в* — ориг.]

Приведенные примеры некоторых типов личинок показывают, что исходной формой для всех является тизануровидная личинка (обратный процесс просто логически немыслим), причем возникновение этих типов не связано с более ранним или более поздним выходом личинок из яйца, как это предполагается по теории Берлезе—Ежикова об эмбриональном происхождении личинки насекомых с полным превращением, а вызвано лишь

их специфическим образом жизни. Это в равной степени относится и к полиподным личинкам, которые, как показал М. С. Гиляров (1949), могут возникнуть из аподных при переходе к открытому образу жизни. С другой стороны, редукция брюшных ног у полиподных личинок приводит к возникновению у них олигоподии. Это, например, характерно для перешедших к растительноядному образу жизни личинок Boreus из отряда Mecoptera, у которых, в связи с наличием С-образной формы тела и способа передвиже-

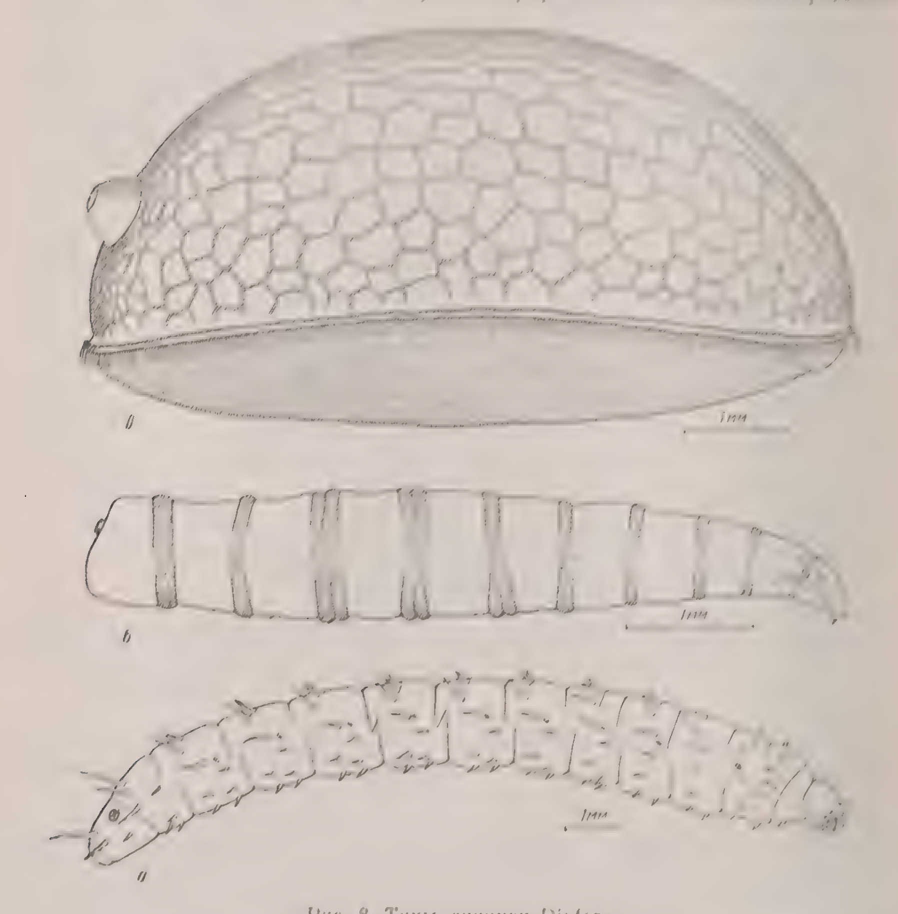


Рис. 8. Типы личинок Diptera

а — комара-толстоножки Bibio (ориг.), б — мухи Fucellia fucorum Mg. (по Шарову, 1948), в — мухи-журчалки Microdon sp. (ориг.)

ния, напоминающего передвижение личинок хрущей, брюшные ноги исчезли, в то время как у представителей этого же отряда — видов рода Panorpa личинка типичная полиподная.

Итак, сравнительно-онтогенетические исследования показывают, что у насекомых эволюция исходного типа развития — протометаболии — шла в двух направлениях. Первое направление — путь насекомых с неполным превращением — заключается в имагинизации постэмбрионального развития, в изменении личинок в направлении взрослой организации и приобретении более сокращенного, более прямого развития под влиянием сходных условий существования молодых и взрослых стадий. Второе направление — путь насекомых с полным превращением — заключалось в изменении ранних постэмбриональных возрастов в направлении, отличном от изменения взрослой стадии, и приобретении развития с имагинальными зачатками

Такая дивергентная эволюция личиночных и взрослых стадий была вызвана различиями в их условиях существования и специализацией личиночных стадий на накоплении запасов питательных веществ, а дефинитивных — на размножении (Гиляров, 1945, 1949). У некоторых [illegible] в опре-деленных условиях жизни еще сохранился исходный, тизануровидный, тип личинки, однако у других наблюдаются значительные отклонения от этого типа. В некоторых случаях, когда на различные возрасты падают различные задачи, появляются, как это характерно для гиперметаморфных насекомых, две или три стадии развития личинки.

3. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЕНИЯ ОНТОГЕНЕЗА В ФИЛОГЕНЕЗЕ ПО ДАННЫМ СРАВНИТЕЛЬНО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Развитие организма, как и вообще всякое развитие, есть переход от одного качественного состояния к другому, от простого к более сложному. Развитие организма животных, как правило, начинается со стадии оплодотворенной яйцеклетки (зиготы) и заканчивается смертью. От зиготы до смерти организм проходит ряд стадий, качественно отличающихся одна от другой как по своему строению, так и по отношению к окружающей среде[4]. Стадии развития организма взаимосвязаны, и онтогенез в этом отношении представляет собой единую систему, систему стадий. Изменения одной стадии, вызванные изменением условий ее существования, отражаются в той или иной мере на всем онтогенезе, и, наоборот, изменения одной стадии могут быть вызваны изменениями больших периодов индивидуального развития, как это показал А. Н. Северцов (1912) относительно взрослой стадии. Но наряду со взаимосвязью и взаимозависимостью стадий развития организма, имеет место естественная гибкость и приспособляемость на всех стадиях развития к новым условиям существования, что не могло бы осуществляться при наличии абсолютной, «жесткой» связи стадий (Махотин, 1929, 1940; Матвеев, 1937). Этим и объясняется тот факт, что в онтогенезе, наряду с примитивными, архаичными стадиями, могут быть сильно измененные, высокоспециализированные стадии. В качестве одного из многочисленных примеров можно сослаться на онтогенез таких паразитических ракообразных, как Sacculina.

Сравнительно-онтогенетические исследования, несколько примеров которых было приведено выше, показывают, что в историческом развитии могут иметь место следующие возможные случаи изменения стадий индивидуального развития, которые схематически изображены на рис. 9.

1. Превращение стадий. Изменения отдельной стадии (S) могут быть настолько значительными, что она будет качественно отличаться от исходной (C). В этом случае возникает новая стадия — путем превращения старой, а не как новообразование, не имеющее истории. Например, в связи с увеличением запасов желтка стадия полного дробления превратилась у насекомых в новую стадию — поверхностного дробления, стадия гаструлы — в бластодермальную и т. д. В зависимости от задач, приходящихся на долю данной стадии, длительность ее может быть различной и меняться в филогенезе (Махотин, 1953).

2. Расщепление стадий. В эволюции отдельные стадии развития, в связи с изменением условий существования, могут расщепляться на две и более. В одних случаях эти стадии качественно отличаются от исходной и, таким образом, являются новыми (*R*, *T*), в других — качественно изменяется лишь часть исходной стадии, а другая часть сохра-

---

[4] Акад. Т. Д. Лысенко (1936, 1948) стадиями развития у растений считает [illegible]

няет прежнее качество (N, B^2). Примером расщепления стадий может служить возникновение двух или трех личиночных стадий у насекомых с гиперметаморфозом. Эти стадии, как показали сравнительно-онтогенетические исследования, возникли в результате расщепления тизанурообразной личиночной стадии. Так как длительность стадий может меняться, расщепление вовсе не обязательно ведет к уменьшению продолжитель-

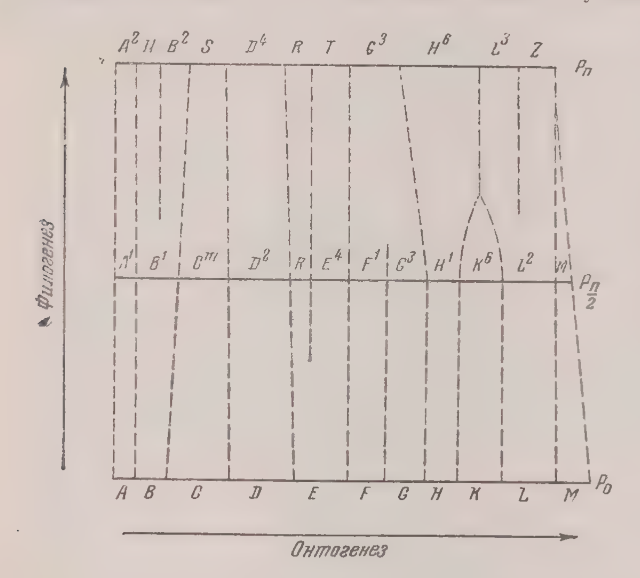


Рис. 9. Схема возможных случаев изменений стадий онтогенеза в историческом развитии

P_0 — онтогенез предка, $P_{\frac{n}{2}}$ — онтогенез промежуточной формы, P_n — онтогенез их современного потомка, A, B, C и т. д.— стадии онтогенеза предка, A^2, N, B^2 и т. д.— стадии развития потомка, индексы — степени изменения данной стадии по сравнению с исходной

ности новых стадий. По типу расщепления происходит эволюция не только начальных или средних, но часто и конечных стадий онтогенеза. Все приводившиеся до сих пор примеры надставок (анаболий) представляют именно тот случай, когда при расщеплении качественно изменяется лишь конечная часть исходной стадии, а другая часть изменяется в меньшей степени, сохраняя сходство с исходной стадией. И вот на этом частном случае эволюции стадий онтогенеза, да еще в приложении лишь к одной стадии — взрослой, был создан Геккелем биогенетический закон, претендующий на универсальность. Механистичность геккелевского понимания анаболий была очевидна уже для А. Н. Северцова. Относительно таких изменений, которые рассматриваются как анаболии, он писал: «Здесь мы имеем перед собой рекапитуляцию эмбрионального признака (К. Бэр), который является, однако, характерным также и для взрослых предков» (Северцов, 1939).

3. Слияние стадий. Две или несколько стадий онтогенеза (F, G) могут объединиться в одну, часто имеющую характер одной из исходных. Одна стадия в этом случае как бы поглощается другой. Как пример подобного рода изменений можно привести редукцию стадии субимаго у крылатых насекомых путем слияния ее с имагинальной.

4. Выпадение стадий [акцелерации (Матвеев, 1932)]. Отдельные стадии онтогенеза (K) могут выпадать, и тогда развитие становится более коротким, более прямым. Так, у многих крылатых насекомых выпадает стадия, соответствующая бластуле; стадия дробления сразу переходит в бластодермальную, соответствующую гаструле. У ряда высших крылатых насекомых выпадает стадия короткой зародышевой полоски: зародышевая полоска закладывается сразу во всю свою длину, а затем происходит ее сегментация. Подобное же явление наблюдается у Campodea.

5. Отпадение стадий. При приобретении организмом способности к размножению на ранних стадиях развития конечные стадии (M)

могут отпасть и не появиться более в онтогенезе — явление, известное под названием неотении. Такого рода изменения претерпел онтогенез Myzostomidae (Федотов, 1929, 1937); А. А. Захваткин (1953) считает, что Collembola являются неотеничными формами многоножек; А. А. [illegible] (1953), на основании изучения яйцеклада Grylloblattodea, считает этот отряд неотеничным. Отпадение стадий можно рассматривать как частный случай выпадения стадий, когда оно происходит в конце онтогенеза.

Отпадение стадий отнюдь не означает обязательного регресса онтогенеза. Наоборот, онтогенез неотеничных форм может получить новые возможности изменений в таких направлениях, которые прежде были исключены. Так, например, развитие крыльев у насекомых в филогенезе должно было прямо быть связано с отпадением периода дефинитивного роста с периодическими линьками, которые характерны для современных Thysanura. Линьки крылатых форм могут происходить только при наличии сплошного верхнего и нижнего слоя функционирующей гиподермы в крыле, как это имеет место у субимаго современных Ephemeroptera. Такая структура увеличивает массу крыла и делает его малоэффективным, несовершенным органом полета. Отсюда — тенденция в эволюции всех крылатых насекомых к сокращению крылатых стадий до одной.

Эти пять типов изменения стадий онтогенеза в историческом развитии характерны как для эмбрионального, так и для постэмбрионального периода, хотя и тот и другой имеют свои специфические особенности в скорости изменений и преобладании одного типа изменений над другими. Кроме того, и соотношение эмбрионального и постэмбрионального периода развития может меняться. Выход животного из яйца может происходить у потомка в связи с изменениями условий жизни на более раннем или более позднем этапе, чем у его предка. Уход ранних стадий под защиту яйцевых оболочек — одна из основных особенностей эволюции от кольчатых червей к многоножкам, а от последних — к насекомым (Ежиков, 1939; Захваткин, 1946).

Поскольку существует преемственность стадий предка и потомков, мы имеем право говорить о соответствии тех или иных стадий у различных представителей какой-либо естественной группы организмов. Хотя это очевидно и понятно, иногда можно встретить рассуждения о таких стадиях, которые якобы не имеют соответственных, гомологичных стадий в онтогенезах родственных групп организмов. Так, И. В. Кожанчиков (19[illegible]) пишет относительно куколки у насекомых с полным превращением: «Особенности гистологии куколки, ее метаболизма определяют ее как самостоятельную фазу в цикле метаморфных насекомых, не имеющую *гомологий* в циклах других насекомых. За самостоятельность *куколки как новой, не имеющей гомологий* (разрядка наша. — *А. Ш.*), фазы развития говорит также сравнение всего цикла гемиморфных и метаморфных насекомых». Ясно без дальнейших обсуждений, что такой взгляд никак не может считаться правильным.

Индивидуальное развитие, его конкретные особенности не проходят для потомства бесследно, а в свою очередь сказываются на последующей истории. Отдельные особенности стадий предка в онтогенезе потомков не исчезают; они существуют в измененном, скрытом виде, и онтогенез в этом отношении представляет собой единство старого и нового. Сравнительно-онтогенетический метод позволяет нам наиболее полно вскрыть эти особенности. Подобно тому как, сравнивая гомологичные органы, мы воссоздаем исходное состояние в эволюции этих органов, точно так же, сравнивая соответственные стадии, мы можем воссоздать исходное состояние данной стадии и наметить пути ее эволюционных изменений. В этом нам помогает также и то, что соответственные стадии у различных представителей какой-либо естественной группы организмов изменяются по сравнению с исходным состоянием в различной степени, и часто у высокоорганизованных форм отдельные стадии могут быть весьма архаичными.

Благодаря взаимосвязи и взаимозависимости стадий онтогенеза о состоянии той или иной стадии у предка можно судить и по другим стадиям развития. Это и имел в виду Дарвин, когда указывал, что зародышевые или личиночные стадии могут дать представление о строении взрослого предка.

При построении филогенетических схем должны быть использованы данные сравнительной морфологии не только взрослой, но и всех остальных стадий развития. Сравнительно-онтогенетические исследования, дополненные данными палеонтологии, экологии, физиологии и экспериментальной морфологии, дают возможность вскрыть пути и закономерности эволюции различных групп животных с большей точностью, чем метод «тройного параллелизма» Геккеля, основывающийся, кроме палеонтологических данных, на данных сравнительной морфологии лишь одной взрослой стадии и на односторонне используемых данных эмбриологии [5]. При таком методе исследований ничто не остается вне его применения: ни ценогенезы, ни любого другого рода «генезы», нарушающие так называемый «исторический порядок». Такие образования, как желток, зародышевые оболочки и другие ценогенезы, оказываются столь же важными для филогении, как и палингенезы.

Литература

Гиляров М. С., 1945. Влияние характера расселения на ход онтогенеза насекомых, Журн. общ. биол., т. 6, № 1. — 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых, Изд-во АН СССР.

Давыдов К. Н., 1914. Курс эмбриологии беспозвоночных, Изд-во «Сотрудник».

Ежиков И. И., 1939. О типах развития многоклеточных из яйца, Сб. «Памяти акад. А. Н. Северцова», I, Изд-во АН СССР. — 1940. О ранних эмбриональных стадиях и их связи с типами постэмбрионального развития у насекомых, ДАН СССР, т.XXVIII, № 6. — 1941. Die Dottermengen im Ei und die Typen der postembryonalen Entwicklung bei den Insekten, Zool. Anz., Bd. 134.—1935. Особенности ранних эмбриональных стадий при неполном и полном превращении насекомых, Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, вып. 8.

Захваткин А. А., 1931. Паразиты кубышек вредных саранчевых Средней Азии, Ташкент. — 1946. О природе бластулообразных личинок Metazoa, Зоол. журн., т. XXV, вып. 4.—1949. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных, Изд-во «Сов. наука».—1953. Сборник научных работ, изд. МГУ.

Иванов П. П., 1945. Руководство по общей и сравнительной эмбриологии, Учпедгиз.

Кожанчиков И. В., 1946. К физиологии и биологическому значению куколки в цикле развития метаморфных насекомых, Изв. АН СССР, серия биол., № 2—3.

Кузнецов Н. Я., 1951. Насекомые, Руководство по зоологии, Изд-во «Сов. наука».

Лысенко Т. Д., 1936. Теоретические основы яровизации, Сельхозгиз. — 1948. Агробиология, изд. 4-е, Сельхозгиз.

Мартынов А. В., 1925. Ueber zwei Grundtypen der Flügel bei den Insekten und ihre Evolution, Zschr. Morphol. u. Oekol. Tiere, Bd. 4, Hft. 3. — 1937. О крыльях термитов в связи с вопросом филогении этой и соседних групп насекомых, Сб. «Акад. Насонову», Изд-во АН СССР. — 1938. Очерки геологической истории и филогении отрядов насекомых (Pterygota), Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 7, вып. 4.

Матвеев Б. С., 1932. Zur Theorie der Recapitulation, Zool. Jb. (Anat.), Bd. 55.—1936. Современные задачи эволюционной морфологии, Изв. АН СССР, серия биол., № 5.— 1937. Задачи и проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза, Изв. АН СССР, серия биол., № 1.—1946. Закон Дарвина о наследственной передаче в соответствующем возрасте и его роль в эволюции, Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 51, № 6.— 1947. Роль эмбриологии в изучении закономерностей эволюции, Зоол. журн., т. XXVI, вып. 5.

Махотин А. А., 1929. К морфологическому значению наружных половых придатков Odonata и Carausius morosus Br., Русск. зоол. журн., т. 9, № 4.—1940. О взаимоотношении типов филогенетических изменений органов, Сб. «Памяти акад. А. Н. Северцова», т. 2, Изд-во АН СССР.—1953. Филогенетические взаимоотношения основных групп прыгающих прямокрылых и морфология их яйцеклада, Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, вып. 8.

[5] Геккель ограничивал эмбриологические исследования задачами нахождения ценогенезов и палингенезов, т. е. особенностей, свидетельствующих о строении предка во взрослом состоянии или ничего не дающих для этого. История всех предшествующих взрослому состоянию стадий онтогенеза Геккеля не интересовала

Михайлов В. К., 1949. Субимагинальная фаза развития крылатой стадии и вторичная атипическая пигментация кутикулярных покровов у капустного клопа (Eurydema oleraceum L.), ДАН СССР, т. LXIV, № 6.
Северцов А. Н., 1912. Этюды по теории эволюции, Киев. — 1939. Морфологические закономерности эволюции, Изд-во АН СССР.
Сергеев А. М., 1943. Эволюция эмбриональных приспособлений у рептилий, Изд-во «Сов. наука».
Федотов Д. М., 1929. Beiträge zur Kenntnis der Morphologie des Myzostomiden, Zschr. Morphol. u. Oekol. Tiere, 15.—1937. Специализация и деградация в строении мизостомид под влиянием образа жизни, Сб. «Акад. Насонову», Изд-во АН СССР.
Чупрова Е., 1904. Ueber die Entwicklung der Keimblätter bei den Libellen, Zool. Anz., 27.
Шаров А. Г., 1953. Развитие щетинохвосток (Thysanura) в связи с проблемой филогении насекомых, Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, вып. 8.
Carpenter F. M., 1948. Supposed nymphs of Palaeodictyoptera, Psyche, t. 55.
Dohrn A., 1870. Ueber die Bedeutung der fundamentalen Entwicklungsvorgänge in den Insekten-Eiern für die Systematik der Insekten, Stett. Entomol. Ztg., Bd. 31.
Graber V., 1888. Vergleichende Studien über die Keimhüllen und die Rückenbildung der Insekten, Denkschr. d. Keiserl. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl., Bd. 55.
Haeckel E., 1894. Systematische Phylogenie, Bd. 1. (цит. по сб.: Мюллер — Геккель, Основной биогенетический закон, Изд-во АН СССР, 1940).
Johannsen O. A. a. Butt F. H., 1941. Embryology of insects and myriapods, N. Y.
Kerschaw J. C., 1914. Development of an embiid, J. Roy. Micr. Soc.
Laurentiaux D., 1952. Découverte d'un rostre chez Stenodictya lobata Brgn. (Paléodictyoptère Sténodictyide) et le problème des Protoméniptères, Bull. Soc. Geol. France, ser. 6. t. 2.—1952a. Découverte d'un hémiptère dans le Namurien de Monceau-Fontaine (Belgique), C. R. séanc. Acad. Sci., t. 234.
Miller A., 1939. The egg and early development of the stonefly. Pteronarcys proteus, J. Morphol., vol. 64.—1940. Embryonic membranes, yolk cells, and morphogenesis of the stonefly Pteronarcys proteus, Ann. Entomol. Soc. Amer., vol. 33.
Snodgrass R. E., 1952. A textbook of arthropod anatomy, N. Y.
Stuart R. R., 1935. The development of the mid-intestine in Melanoplus differentialis, J. Morphol., vol. 58.
Tiegs O. W., 1940. The embryology and affinities of the Symphyla, based on a study of Hanseniella agilis, Quart. J. Micr. Sci., vol. 82.—1947. The development and affinities of the Pauropoda, based on a study of Pauropus silvaticus, ibidem, vol. 88.
Wheeler W. M., 1889. The embryology of Blatta germanica and Doryphora decemlineata, J. Morphol., vol. 3.

COMPARATIVE ONTOGENETIC METHOD AND ITS APPLICATION IN SYSTEMATICS AND PHYLOGENY (ON THE EXAMPLE OF THE INSECTS)

A. G. SHAROV

Institute of Animal Morphology. Academy of Sciences of the USSR

Summary

The comparative study of the early stages of the embryonic development in the Myriapods and Insects shows that the blastoderm stage of insects, which is usually regarded as blastula is indeed the gastrula.

By their blastokinese mode, Thysanura and Pterygota are found to be closely related to the representatives of the class Symphyla, whereas Diplura and Collembola — to the representatives of other classes of the Myriapods.

The most archaic mode of the embryonic envelopes' formation by means of the ventral bend of the germ band and its immersion in the yolk on the bottom of the sack-like invagination is found only in Thysanura. Among Pterygota this mode is retained only in Plecoptera. The remaining Pterygota have two other modes of the embryonic envelopes formation: the first is ella-

racteristic to Polyneoptera and Oligoneoptera of the A. V. Martinov's system; a fold of the extra-embryonic blastoderm is being formed around the embryo; it grows intensively from the cerebral and caudal ends and closes in the point significantly removed from the cerebral lobes; these latter remain on the same place where they have originated or even promote forward, to the anterior egg pole. The second mode is found in Palaeoptera and Paraneoptera of the A. V. Martinov's system; this mode is characterized by the following peculiarities. The circular fold of the extra-embryonic blastoderm is not formed, whereas the germal band begins to transfer on the yolk surface, its caudal end immerses in yolk and is followed by the whole germal band; the cerebral end of the embryo reaches the egg point, where the caudal end of the embryo was arranged before the immersion.

The comparative study of the postembryonic development of insects showed, that the most archaic developmental mode — the protometaboly — is characteristic to the Thysanura. From this type both the complete and incomplete metamorphosis of the winged insects originated. Thysanura-like larvae of certain Carabidae are to be regarded as the most archaic forms among the Holometabola. All the other larval types originated from the Thysanura-like type, their rise being unconnected with either earlier or later hatching from the egg.

The problem concerning the character of the ontogeny changings in the phylogeny and the importance of the comparative ontogenetic studies for the systematics and phylogeny of insects is being discussed. Throughout the historic development the following alterations of the ontogeny stages take place; transformation, splitting, merging, prolapsus and defection; anabolia is one of the cases of the splitting of the stages. In the comparative ontogenetic studies such formations as yolk, embryonic envelopes and other coenogenesi are as important for phylogeny, as the palingenesi.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVI 1957 ВЫП. 1

О СВЯЗИ МЕЖДУ ОНТОГЕНЕЗОМ И ФИЛОГЕНЕЗОМ У ЧЛЕНИСТОНОГИХ

Г. И. ШПЕТ

Научно-исследовательский институт прудового и озерно-речного рыбного хозяйства Министерства рыбной промышленности УССР

I. Вступление

Проблема связи между онтогенезом и филогенезом успешно разрабатывалась в последние десятилетия главным образом и применительно к позвоночным животным. Много сделано в этом направлении и нашей стране (Северцов, 1910, 1912, 1922, 1935, 1939; Матвеев, 1934, 1940, 1947, 1949, 1956; Шмальгаузен, 1939, и др.). Разработка проблемы значительно продвинула вперед наши знания об эволюции животных.

Первая основательная работа о связи онтогенеза и филогенеза была выполнена на материале членистоногих животных Мюллером (F. Müller, 1864). Однако в дальнейшем, после работ Геккеля, вопрос стал изучаться почти исключительно на материале хордовых, главным образом позвоночных животных. Наряду с отдельными работами различных авторов, появляются сводки и монографии, более или менее последовательно освещающие историю и современное состояние проблемы (Матвеев, 1934, 1934а, 1936, 1937, 1937а, 1937б, 1940, 1956; A. Mayer, 1936; Федотов, 1928, 1936, 1937, 1938, 1955; Ежиков, 1930, 1933, 1939, 1940; Шмидт, 1937, 1939, 1940, и др.).

Автор данной статьи работал над изучением развития различных групп членистоногих (прямокрылые насекомые — Orthoptera, клещи — Acarina, ракообразные — Amphipoda, Cladocera, Copepoda) (Шпет, 1930, 1931, 1935, 1935а, 1947). Первоначально работы преследовали более узкую цель: изучение путей развития систематических различий (признаков) в онтогенезе. С накоплением материала стало очевидным, что способы возникновения тех или других систематических отличий в индивидуальном развитии должны иметь прямое отношение и к способам возникновения филогенетических изменений.

II. Онтогенез членистоногих в связи с развитием систематических отличий

В онтогенезе позвоночных известно постепенное расхождение систематических отличий с возрастом. Многими биологами это явление было признано как нечто универсальное для всего животного мира. Идея такого расхождения давно была сформулирована в так называемом законе Бэра.

Расхождение систематических отличий (признаков) в онтогенезе позвоночных, при его большом распространении, нужно ставить в связи с обычно сильно растянутым, долго продолжающимся метаморфозом позвоночных. В то же время А. Н. Северцов приводит и другую группу признаков, характеризующуюся тем, что они с самого начала и до достижения животным взрослого состояния не изменяются (расхождения с возрастом нет).

В разное время нами было изучено развитие систематических отличий в постэмбриональном онтогенезе ряда групп членистоногих: прямокрылых насекомых, бокоплавов и клещей. Развитие это оказалось сходным для исследованных групп. Систематические различия взрослых форм в большинстве случаев имелись уже при выходе особи из яйца. Для примера приведем измерения ширины головы двух видов рода Chorthippus (Orthoptera) в разных стадиях (возрастах) от момента выхода из яйца и до взрослого состояния (см. таблицу).

	Возрасты				
	I	II	III	IV	V (взрослое насекомое)
	Размеры в мм				
Chorthippus parallelus	1,31	1,64	1,94	2,33	2,58
Ch. albomarginatus	1,12	1,39	1,68	2,02	2,31
Отношение: Ch. parallelus / Ch. albomarginatus	1,17	1,18	1,15	1,15	1,12

Размеры органа с возрастом увеличиваются, но их относительные различия весьма близки от момента рождения животного и до достижения им взрослого состояния. Даже сложные выросты, шипы, присущие нескольким видам изученных байкальских бокоплавов, имеют такой же характер развития. Это свойственно как видовым, так и родовым и семейственным отличиям из числа нами изучавшихся.

Отдельные органы, как показал анализ, по-видимому, не имеют у изученных групп своих специфических изначальных скоростей роста. Скорости их роста в основном пропорциональны друг другу, благодаря чему и возможно параллельное развитие систематических различий у сравниваемых видов, без существенного увеличения этих различий с возрастом.

Правда, пропорциональность роста частей тела далеко не полная. Небольшие вторичные изменения в скорости роста наблюдаются часто. Иногда мы имеем и закономерную диспропорциональность в росте. Так, длинные органы (антенны, ножки) растут быстрее в длину, за счет толщины («линейный» рост). Довольно редко, но все же наблюдаются значительные изменения в конце периода развития (дифференцировка переднеспинки у саранчовых и др.). Эти диспропорциональности в росте увеличивают систематические различия.

Параллельное в основном развитие систематических различий, без расхождения их с возрастом, заставило предполагать очень раннее образование этих различий, наличие их уже в закладках соответствующих органов. Сравнение наиболее сложно дифференцированных частей поздних зародышей и взрослых форм нескольких видов амбарных клещей показало, что у них уже в яйце, до вылупления, заложены все основные систематические отличия (включая и видовые).

Данные наших работ стояли в определенном противоречии с исследованиями Мюллера (1864) и других авторов, согласно которым у ракообразных следует ожидать постепенного нарастания отличий с возрастом, их расхождения.

Была поставлена задача выяснить данное противоречие (Шпет, 1947). Для этого был изучен постэмбриональный онтогенез ряда видов двух групп ракообразных, которые имеют весьма различный характер развития. Это отряды веслоногих (Copepoda) и ветвистоусых (Cladocera). У первых имеет место сложный метаморфоз, со стадиями науплиусов, метанауплиусов, копеподитов, вторые обычно уже с рождения являются

сформированными рачками, напоминающими по своей форме взрослых. Для веслоногих и для ветвистоусых получен принципиально различный результат. У исследованных ветвистоусых, как и у ранее изученных прямокрылых, клещей и бокоплавов, рост органов от рождения животного и до достижения им взрослого состояния идет в основном пропорционально. В связи с этим систематические различия между видами изученных ветвистоусых имеются почти в полной мере при рождении и далее развиваются параллельно, без сколько-нибудь заметного расхождения, нарастания, с возрастом, т. е. вполне возможно отличать систематические формы, отдельные виды, уже на новорожденных особях (например, Daphnia pulex от D. longispina и др.). У исследованных веслоногих, наоборот, широко распространен непропорциональный рост различных органов, что ведет к усилению, нарастанию систематических различий с возрастом. Небольшие систематические различия имеются у веслоногих уже при рождении, однако дальше они чрезвычайно усиливаются. Например, антенны, почти сходные по длине у науплиусов Cyclops и Diaptomus, по мере развития рачков приобретают очень большие различия.

Предлагается следующее объяснение такого различия в развитии ветвистоусых (как и большинства других членистоногих) и веслоногих. Вся суть различий в разном ходе морфогенеза сравниваемых форм. У ветвистоусых (и большинства членистоногих с прямым развитием) морфогенез заканчивается очень рано, в основном еще в яйце, дальше идет почти «чистый» рост. Поэтому и систематические различия устанавливаются в полной или почти полной мере уже от рождения. У веслоногих (и некоторых других групп членистоногих) морфогенез далеко не заканчивается в яйце, он продолжается вплоть до периода формирования взрослого организма. Соответственно этому и систематические различия вначале невелики, затем значительно увеличиваются. Переход от последнего метанауплиуса к I копеподитному возрасту дает у веслоногих особенно крупные формообразовательные изменения (период усиленной дифференцировки), с чем связано и значительное расхождение систематических различий.

К. В. Скуфьин (1938) в работе по росту высших ракообразных подтверждает высокую пропорциональность роста частей тела одного вида. Отклонения от пропорционального роста наблюдались главным образом лишь в конце развития.

Еще Мюллер (1864, стр. 122) пишет, что у бокоплавов и равноногих вылупляющаяся молодь отличается от своих родителей только более неуклюжей формой тела, меньшим числом усиковых члеников, обонятельных волосков, щетинок и зубцов. Основные же систематические отличия, характерные для взрослых, — уже налицо.

Приведенные данные по раннему образованию систематических различий у членистоногих находят себе подкрепление при изучении их эмбрионального развития.

Геймонс (R. Heymons, 1895) изучал развитие Orthoptera. Органогенез начинается с появления зародышевой полоски. Уже на самых начальных стадиях большая часть появляющихся закладок специфична для насекомых. Достаточно указать хотя бы на то, что грудные конечности (три пары) уже от закладки особенно крупны, мандибула закладывается как нерасчлененный орган, соответственно состоянию у взрослых форм. В то же время максиллы с самого начала закладываются в виде трехраздельного зачатка. Абдоминальные ножки уже при закладке слабо выражены: лучше выражены они на сегменте XI, соответственно наличию у взрослых их дериватa — церков. Общее количество сегментов тела на зародышевой полоске соответствует дальнейшим отношениям. Другими словами, закладка признаков, характерных для класса Insecta, происходит на самых ранних стадиях морфогенеза и совпадает во времени или даже опережает закладку таких древних признаков, как многоногость.

Фактами рекапитуляции анцестральных признаков можно считать лишь эту закладку более многочисленных и более однообразно выраженных пар ножек, парную закладку labrum и вторых максилл. Эти немногие факты мало дают в филогенетическом отношении.

Геймонс (1895) изображает молодую зародышевую полоску Forficula. Закладок абдоминальных ног на ней еще нет, а закладки головных и особенно грудных конечностей уже велики. Признаки класса появляются раньше, чем признаки предшествовавших предков (типа). То же показывают рисунки Gryllus, Gryllotalpa, Ectobia, Periplaneta. То же характерно для стрекоз и хоботных (A. Brandt, 1869), для Dytiscus marginalis (H. Blunk, 1914). Первые следы сегментации у Pyrrhocoris заключаются в обозначении трех грудных сегментов (Караваев, 1894); то же находим у жуков, бабочек и иных насекомых (V. Graber, 1890; A. Berlese, 1909—1925; H. Weber, 1933; A. D. Imms, 1934).

В ряде случаев уже с первой закладкой обозначаются признаки отряда. Так, у мух зачатки брюшных ног на зародышевой полоске не развиты или намечены очень слабо (Иванов, 1937). Крупная, характерная голова стрекоз отчетливо намечена на их зародышевой полоске еще в то время, когда нет зачатков конечностей (R. Heymons, 1895). У Mallophaga голова закладывается сразу большой и уплощенной, как это характерно и для взрослых (H. Strindberg, 1916). Закладка III пары ног на зародышевой полоске кузнечика (Locusta) уже выделяется своими большими размерами (Иванов, 1937). Госсей (Hussey, 1926, см. R. E. Snodrass, 1928) приводит рисунок зародышевой полоски Ranatra fusca. При наличии лишь мелких рудиментов I пары брюшных ног и зачатков головных конечностей в виде мелких бугорков, зачатки ног груди уже в четыре-пять раз длиннее своей ширины. В случае с Ranatra признаки отряда и даже родовые признаки (род Ranatra) в своем появлении могут опередить у насекомых появление признаков более крупных, общих групп (класса, типа).

Каких-либо общих стадий, которые бы рекапитулировали у насекомых состояние предков, мы, таким образом, почти не наблюдаем. Зародышевая полоска, например, стрекозы специфична для этой группы. Геймонс (1897) дает описание и рисунок ранней зародышевой полоски Lepisma saccharina (Apterygota), на которой уже сильно развиты три зачатка характерных концевых нитей Lepisma.

Примем ли мы, что Apterygota — примитивная группа (Римский-Корсаков, 1931, и др.), или будем считать их вторично упрощенными — в обоих случаях знаменательно, что ряд специализированных черт организации взрослых форм (необычное число члеников, хвостовые нити) появляются сразу же от закладки, без всякой рекапитуляции предполагаемых более примитивных, анцестральных признаков.

Перейдем к многоножкам. У сколопендры уже на ранней зародышевой полоске сегмент челюстных ног превосходит по своей ширине как оба сегмента максилл, так и все последующие туловищные сегменты, а закладка челюстных ног выделяется своими размерами. На туловищном сегменте XXI также закладываются относительно весьма крупные зачатки конечностей (будущие концевые ноги, — R. Heymons, 1897). То же находим в работе П. П. Иванова (1940, рис. 18) для Rhysida (Scolopendrini).

У Diplopoda вторая пара максилл вообще не закладывается, а соответствующий сегмент рудиментарен уже при закладке тела. В то же время у Scolopendra обе пары максилл закладываются одинаково рано и отчетливо (R. Heymons, 1897). Лигнау (N. G. Lignau, 1911) для Polydesmus (Diplopoda) устанавливает, что из конечностей первыми закладываются антенны, мандибулы, максиллы (одна пара) и три пары ножек. Прочих ходильных ног до самого вылупления нет.

На многоножках мы снова видим, что их характернейшие признаки, в сущности, не имеют своей «истории» в онтогенезе. Закладка у двупарно-

ногих лишь трех пар ног даже идет вразрез с обычными представлениями о происхождении многоножек.

В бластодерме Araneina закладывается зародышевая полоска, интересная тем, что она имеет много больше сегментов, чем тело взрослого паука. На брюшке можно отметить закладку по крайней мере пяти пар конечностей, из которых образуются паутинные бородавки и легкие. Это интересные факты, подтверждающие теорию рекапитуляции. Однако первыми и наиболее крупными у паукообразных являются закладки четырех пар ходильных ног (Иванов, 1937, 1944), т. е. и здесь признаки класса появляются одновременно с признаками более древними (типовыми) или раньше них.

У Acarina, Pedipalpi и Solipugae абдоминальные конечности и их производные отсутствуют у взрослых форм. Соответственно этому они вовсе не закладываются. Признаки отрядов возникают на очень ранних, начальных стадиях морфогенеза. Аналогично этому у Pantopoda закладывается только три пары конечностей, соответственно их количеству у сформированных личинок, причем закладка первой пары уже обладает развилкой на конце. В это же время закладывается хоботок (характерный для группы), и он сразу же имеет треугольный просвет (H. Helfer, 1926—1927). У скорпионов I пара абдоминальных ножек исчезает без следа, II пара образует генитальные крышечки, III пара — гребневидные придатки, IV—VII — легкие. Перед нами — интересные факты рекапитуляции (Иванов, 1940).

Перейдем к мечехвостам и трилобитам. Первая личинка мечехвоста Limulus за свое сходство с трилобитами получила название «трилобитовой личинки».

Тело трилобитов на самых молодых личиночных стадиях (называемых Protaspis) состоит лишь из головного отдела с антеннами и четырьмя парами ножек. Protaspis являлся по отношению к взрослым трилобитам тем же, чем является науплиус для ракообразных, т. е. личинкой; голова трилобита есть видоизмененное личиночное тело, состоящее из ларвальных сегментов. В развитии Limulus отмечены четыре сегмента протасписовой личинки трилобитов, что свидетельствует о филогенетическом родстве обеих групп (Иванов, 1933).

При изучении развития лимулуса факты рекапитуляции помогают установить филогенетическую связь двух групп в пределах Arthropoda (Иванов, 1933).

Интересно, что у первичных ископаемых мечехвостов абдомен был сегментирован. Теперь же расчленение на сегменты отсутствует и у трилобитовой личинки, и даже на более ранних эмбриональных стадиях лимулуса, так же как у взрослой формы. Это снова пример ранней закладки филогенетически позднего изменения.

Характер расщепления абдоминальных конечностей, рудиментарный I сегмент абдомена, развитие хелицер, бугорки у скорпионов и пауков, соответствующие гнатобазам мечехвостов и трилобитов, являются сходными чертами в онтогенезе мечехвостов и паукообразных. Факты рекапитуляции в онтогенезе мечехвостов и паукообразных имеют большую филогенетическую ценность. Они позволили связать обе группы между собой.

Из онтогенеза ископаемых Gigantostraca известны очень молодые личинки, от 2 *мм* длиной; все же они похожи на взрослых и отличаются лишь некоторыми пропорциями отделов тела (U. Gerhardt, 1926—1927).

Значительно отличаются по своему развитию от всех других членистоногих ракообразные. Характерна личиночная стадия — науплиус. На этой стадии могут покидать яйцевые оболочки Copepoda, Cirripedia, Euphausiacea, часть Decapoda. На более поздних стадиях развития — метанауплиуса, зоеа — вылупляются Euphyllopoda, Leptodora из Cladocera, часть Decapoda, Stomatopoda. Наконец, многие рождаются более или

менее полностью сформированными и подобными взрослым — так, как это характерно и для большинства членистоногих, не имеющих метаморфоза. Сюда принадлежат: большинство Cladocera, Ostracoda, Branchiura, Leptostraca, Anaspidacea, Mysidacea, Cumacea, Tanaidacea, непаразитические Isopoda, Amphipoda, часть Decapoda. При этом формирование всех основных особенностей взрослого животного может произойти не только после рождения животного, но и раньше, еще в яйце. Для бокоплавов и равноногих Мюллер (1864, стр. 121—122) приводит ряд примеров наличия уже в яйце родовых и даже видовых признаков, характерных для взрослых. Однако и в тех случаях, когда зародыш вылупляется на более поздних стадиях развития, стадия науплиуса все же в большинстве случаев имеется. Стадия науплиуса и дальнейшие превращения, повторяясь в развитии различных групп ракообразных, послужили классическим материалом для создания биогенетического закона. Особенно поучительный в этом отношении материал дает изучение паразитических раков.

Следует отметить, что иногда систематические различия бывают выражены уже на самых ранних стадиях, но это могут быть лишь отличия, характерные только для этих стадий [яйца́ — у насекомых (см. B. Seidler, 1940); науплиуса — у ракообразных (см. Боруцкий, 1925; Амелина, 1927; R. Gurney, 1931)]. В данной статье мы ограничиваемся разработкой вопроса о развитии систематических различий взрослых форм.

Изложенные выше материалы по развитию систематических признаков у членистоногих стоят как будто в противоречии с некоторыми литературными данными. Так, Гексли и его последователи (J. S. Huxley, 1931, M. E. Show, 1928; M. A. Tazelaar, 1933), работая, в частности, над изучением насекомых и раков, постоянно обнаруживали явление гетерогоничного (диспропорционального) роста того или иного органа и тела в целом. Однако обзор названных работ показывает, что особенно тщательно изучались органы, сильно затронутые половым диморфизмом. Это были клешни крабов или мандибулы жуков-рогачей и т. п. Сравнивался по преимуществу рост самцов и самок, но не рост разных видов.

В работах по Orthoptera (Шпет, 1930, 1931) и по черному таракану (Шпет и Шапошников, 1934) мы обращали внимание на различия в развитии систематических и вторичных половых признаков. Эти различия, изученные на целом ряде признаков, иллюстрируются хотя бы примером развития первой пары крыльев прямокрылого Chorthippus parallelus Zett. Размеры их совпадают в I—III возрастах самцов и самок, слабо расходятся в IV возрасте и резко расходятся с последней линькой, у взрослых насекомых. Лишь внешние гениталии отличаются уже на I личиночной стадии обоих полов. Но эта разница сравнительно мала. Она возрастает постепенно и достигает своего наибольшего проявления у взрослых форм.

Позднее проявление вторичных половых отличий в онтогенезе отмечают для бабочек (P. Heinz, 1937; Махотин, 1940), уховерток (Бей-Биенко, 1936), амфипод и изопод (Скуфьин, 1938; F. Müller, 1864) и других групп, хотя известно и раннее проявление их (Федотов, 1955).

Особенности развития вторичных половых признаков у насекомых выражаются и в их повышенной изменчивости (Шпет и Шапошников, 1931). Например, коэффициент вариации ширины головы жука Lucanus cervus L. у самок достигает 9,86 ± 0,70, у самцов — 18,12 ± 1,28, длины верхней челюсти того же жука соответственно 9,15 ± 0,65 и 21,48 ± 1,52! В то же время не затронутые половым диморфизмом признаки остаются значительно менее изменчивыми. Так, например, коэффициент вариации ширины головы у самок Cybister laterimarginalis Deg. равен 3,23 ± 0,23, у самцов — 3,25 ± 0,23. Развитию вторичных половых признаков присущи свои особенности; в настоящей статье мы имеем в виду лишь обычные систематические отличия, не затронутые в заметной степени половым диморфизмом.

Более многочисленные и гомономные сегменты на зародышевых полосках членистоногих, последовательность в развитии сегментов, закладка лишних конечностей, претерпевающих различные превращения, — это факты рекапитуляции, поддерживающие взгляд о происхождении членистоногих от аннелид или об отдаленном родстве отдельных групп членистоногих; однако для выяснения взаимосвязей в пределах типа Arthropoda мы мало что можем найти в их онтогенезе.

В изучении филогении членистоногих борются два направления — монофилетическое и полифилетическое. За признание монофилетического происхождения Arthropoda особенно ратовал Гандлирш (A. Handlirsch, 1937, 1939), указывая на ряд признаков, совокупность которых встречается у разнообразных групп членистоногих. Снодграсс (R. E. Snodgrass, 1938) также придерживается строго монофилетических взглядов, опираясь главным образом на морфологию взрослых форм.

В противоположность этому Д. М. Федотов (1924—1938 и др.) и П. П. Иванов (1933, 1937) настаивают на полифилетическом происхождении главнейших групп членистоногих, различая самостоятельные ветви: 1) трилобитов, ракоскорпионов и паукообразных, 2) ракообразных, 3) трахейных членистоногих и (Д. М. Федотов) 4) пантопод. Герхард (U. Gerhardt, 1926—1927), Шульце (D. Schulze, 1936), Стёрмер (L. Størmer, 1944, цит. по Бирштейну, 1948) поддерживают полифилетические взгляды.

Гандлирш (1937, 1939) в своей «трилобитной теории» выводит все группы членистоногих из трилобитов, которые, в свою очередь, как он считает, произошли непосредственно от полихет.

Гарстанг и Герней (W. Garstang a. R. Gurney, 1938) считают, что от трилобитов дифилетически произошли ракообразные, а именно Branchiopoda и Phylacarida. Науплиус, по этим авторам, — вторично упрощенная форма. В то же время именно наличие науплиуса указывает, что едва ли может быть сомнение в монофилетическом происхождении ракообразных. Обычно в качестве исходной формы для раков принимают аннелидообразные существа, т. е. животных с большим числом сегментов. Малосегментированный науплиус является при этом также наследством от аннелид — соответственно развивающейся из трохофоры личинке аннелид с первоначально немногими метамерами. Однако для установления генеалогических взаимосвязей между различными группами ракообразных данные по онтогенезу, как это ни парадоксально, почти не удается использовать. Палеонтология также не дает опоры в построении филогении ракообразных. Все филогенетические схемы построены главным образом на чисто сравнительно-морфологической основе, с использованием морфологии взрослых форм. Невозможность построения рациональной схемы филогенетических взаимоотношений в пределах Crustacea отражается и в распространении полифилетических взглядов на происхождение отрядов, подотрядов и других групп ракообразных. Для Euphyllopoda принимается самостоятельное происхождение отдельных подотрядов от общих предков. То же принимается для отдельных родов Euphausiacea. У Куна (O. Kuhn, 1939) находим, что бесстебельчатые отряды Cirripedia — Brachylepadomorpha, Verrucomorpha и Balanomorpha — произошли независимо друг от друга путем редукции стебелька. Полифилетическое происхождение приписывается также и Brachyura (O. Kuhn, 1939). Stomatopoda — целостная, хорошо ограниченная группа — не обнаруживают никаких более тесных связей с иными Malacostraca. Филогения Decapoda также является предметом больших разногласий. Не решен вопрос об их происхождении (монофилетическое или дифилетическое?). Правда, в большинстве случаев принимается, что Penaeidae являются наиболее примитивной группой и имеют теснейшую связь с Euphausiacea, но во всяком случае

современные Penaeidae не являются исходными формами для остальных групп, поскольку они обладают многими вторичными признаками.

Онтогенетическое развитие хелицероносных, как указано выше, дает интересные факты рекапитуляции и имеет филогенетическую ценность. Все же и здесь многие систематические отличия взрослых форм существуют уже от закладки, а для целого ряда групп в пределах хелицероносных (Opiliones, Pseudoscorpiones, Pedipalpi) родственные связи еще весьма неясны и оцениваются слишком разнообразно. Онтогенез и палеонтология ничего не говорят об их происхождении. То же в общем касается и многоножек — Diplopoda и Chilopoda. Признанный большинством авторов самостоятельный ствол, идущий от аннелид: Protracheata — Myriapoda — Insecta, — Гандлирш весьма основательно критикует. Этот автор (A. Handlirsh, 1937, 1939) дает филогению отрядов насекомых, выводя всех их от Palaeodictyoptera и дальше через различные «Proto»-отряды, как правило, гипотетические. Вся эта филогения основана почти только на изучении морфологии взрослых, современных форм.

Против выведения из Palaeodictyoptera всех прочих групп насекомых возражает А. В. Мартынов (1938). Он дает свою родословную насекомых. В ней также нет ни одного древнего отряда (группы), который бы существовал фактически (палеонтологические остатки), имея определенное название, и рассматривался бы как отряд, давший путем дивергенции два современных отряда или более, т. е. все современные отряды насекомых, на основании данных фактических находок, суть самостоятельные полифилетические стволы. С родословной насекомых, разработанной А. В. Мартыновым, сходна родословная их, данная Б. Н. Шванвичем (1946). И здесь основанием служит лишь морфология (главным образом взрослых форм).

Филогенетическое значение метаморфоза насекомых неясно. Камподеоидная теория оказалась несостоятельной. Приходится удовлетворяться толкованием метаморфоза как приспособления к определенным условиям жизни.

Среди типа членистоногих есть еще ряд групп, положение которых с филогенетической стороны еще более неопределенно. Это Pantopoda, Tardigrada, Linguatulida.

Общая картина современного состояния наших знаний о филогении членистоногих весьма неутешительна. Доминируют, несомненно, полифилетические взгляды. Не только крупные стволы приходится выводить самостоятельно от аннелид, но и в пределах этих стволов положение не лучше. Мы не в состоянии построить обоснованную родословную насекомых, многоножек. В работах по ракообразным авторы постоянно жалуются на отсутствие данных для филогенетических выводов и склоняются к полифилетическим представлениям. Взаимоотношения большинства отрядов паукообразных совершенно неясны. Филогенетические выводы, касающиеся членистоногих, основаны почти исключительно на сравнении морфологии взрослых форм и очень мало подкреплены данными онтогенетического развития или изучением ископаемых остатков переходных форм. В таком виде ценность этих выводов, как правило, невелика. Хорошо, когда строение взрослых форм во многом сходно, как, например, в случае с Amphipoda и Isopoda, но обычно филогенетические построения основаны на малом числе признаков сходства, притом одна группа по признакам сходства трансгрессирует с рядом других групп, и трудно сказать, где имеет место конвергенция, а где — действительное родство.

IV. Теории, связывающие онтогенез и филогенез

Вспомним вкратце теории, связывающие онтогенез и филогенез, с тем, чтобы применить их к типу членистоногих животных. Уже Меккел (J. T. Meckel) в 1821 г. высказал мысль, что последовательные ступени

в эмбриональном развитии высших животных и человека соответствуют постоянным признакам строения в восходящем ряду животных форм. Дарвин принимал, «что сходство в строении зародышей таких животных, которые во взрослом состоянии резко отличаются друг от друга, указывает на общность их происхождения» (Северцов, 1939).

Мюллер (1864) говорит, что в короткий срок, исчисляемый немногими неделями или месяцами, меняющиеся формы зародышей и личинок дают нам более или менее полную картину изменений, через которые прошел вид в течение бесчисленных столетий. Здесь уже ясно сформулирован закон рекапитуляции.

Все эти данные подготовили собою известное обобщение Геккеля (E. Haeckel, 1866), выраженное в его биогенетическом законе.

Биогенетический закон, несмотря на значительную критику, и посейчас не утратил своего значения. Б. С. Матвеев (1935) пишет, что закон Геккеля не умер, но он, с одной стороны, ограничен, с другой — разрабатывается гораздо глубже (как связь онтогенеза с филогенезом, взаимодействие индивидуального и исторического развития). А. Н. Северцов говорит: «Я убедился в том, что повторение признаков предков в онтогенезе потомков происходит достаточно закономерно и достаточно часто, чтобы позволить нам с успехом пользоваться эмбриологическим методом исследования для филогенетических целей».

Еще в 1912 г. А. Н. Северцов пришел к взглядам, близким к таковым Мюллера. Он пишет по этому поводу: «...Наряду с направлением Э. Геккеля, который видел в биогенетическом законе только метод исследования (реконструкции) хода филогенеза, существует и другое направление, восходящее к Ф. Мюллеру и ставящее своей задачей изучение закономерностей в соотношениях между филогенезом и онтогенезом». Основная мысль этого направления в том, что изменения строения взрослых форм (филогенезы в понимании Геккеля) обусловлены изменениями, имеющими место в онтогенезе предков (Северцов, 1910, 1912, 1922; A. Sedgwick, 1910; A. Naef, 1917; W. Garstang, 1922; V. Franz, 1927; F. Th. Nauk, 1931). А. Н. Северцов (1939) отличает следующие основные способы изменения органов в онтогенезе, имеющие филогенетическое значение. Изменения на поздних стадиях развития, в конце периода морфогенеза или в начале периода роста, — это способ надставки стадий, или анаболии. Изменения на средних стадиях эмбрионального развития — девиации хода онтогенеза. Изменения в самом начале эмбрионального развития органа, изменяющие весь ход эмбриогенеза и строение взрослых органов, — это начальные изменения, или архаллаксисы. «При архаллаксисе мы не находим никаких рекапитуляций анцестральных признаков у потомков. Признаки, развивающиеся этим способом, не подчиняются и закону Бэра. ...Новые признаки, в тех случаях, когда эволюция идет по типу архаллаксиса, развиваются в то же время, что и более древние признаки, а иногда даже и раньше их» (Северцов, 1939).

На филогенетическое значение ранних изменений в онтогенезе указывали и Гарстанг (1922), Франц (V. Franz, 1927), де Бэр (G. R. de Beer, 1930), Шиндевольф (O. H. Schindewolf, 1936, цит. по Ежикову, 1940б). Ранне-онтогенетическими изменениями Гарстанг и де Бэр пытаются объяснить отсутствие переходных форм между типами животного царства.

Различный тип эмбрионального развития обеспечивает рекапитуляцию в разной мере. И. И. Шмальгаузен (1937) пишет, что так как мозаичный тип развития (а он известен уже для многих членистоногих) характеризуется ранней автономизацией частей, то при нем мало обеспечивается возможность рекапитуляции в развитии отдельных систем органов.

Наряду с биогенетическим законом, особого внимания заслуживает закон Бэра, который говорит о том, что общее для большой группы животных образуется у зародышей раньше, чем частное, затем появляется

менее общее и т. д., пока, наконец, не образуется самое специальное. Другими словами, в зародыше сначала закладываются признаки класса, затем — отряда, потом — семейства, рода, вида и, наконец, последними — индивидуальные особенности. А. Н. Северцов (1939) подчеркивает большое значение закона Бэра и отмечает малое его использование.

С. И. Лебедкин (1932, 1936), выступая против биогенетического закона, зовет назад, к учению Бэра. Есть рекапитуляции, говорит он, но нет теории рекапитуляции, биогенетического закона. Как видно из онтогенеза членистоногих, закон Бэра опять-таки не имеет универсального значения.

Неудивительно, что нет полной последовательности в возникновении признаков более крупных и более мелких систематических категорий. Имеется ряд данных, свидетельствующих о том, что разные стадии индивидуального развития могут эволюционировать самостоятельно (Мончадский, 1937; Сергеев, 1940); тем самым будет нарушаться картина последовательной рекапитуляции признаков предков, будет нарушаться и последовательность, отмечаемая законом Бэра.

Мюллер (1864), изучая ракообразных, приводит соображения, помогающие понять с эволюционной стороны сокращение стадий развития членистоногих: «Историческое свидетельство, сохранившееся в истории развития, понемногу стирается вследствие того, что развитие принимает все более прямой путь от яйца к окончательной форме животного, ... полезно ...всякое изменение, которое ...упрощает ход развития, сокращает его, оттесняет к более раннему времени и, наконец, к жизни в яйце».

Изложенные выше факты об онтогенетическом развитии членистоногих указывают на доминирование архаллактических изменений как основного типа эмбриональных изменений, имеющих филогенетическое значение. Такое раннее возникновение наследственных изменений в эмбриогенезе увеличивает перспективу искусственного воздействия на развитие членистоногих, поскольку еще И. В. Мичурин доказал особую чувствительность молодых стадий к влиянию условий внешней среды (Матвеев, 1956).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Образование систематических различий в постэмбриональном развитии членистоногих

1. Для онтогенеза членистоногих характерно раннее образование систематических различий. В большинстве случаев с рождением членистоногого видовые отличия и тем более — признаки более высоких систематических категорий уже имеются налицо. При этом видовые признаки и признаки более высоких систематических категорий не являют каких-либо принципиальных отличий в способе и времени возникновения.

2. При прямом способе развития видовые и более высокие систематические отличия, как правило, развиваются параллельно у сравниваемых видов, т. е. не увеличиваются от рождения животного до достижения им взрослого состояния. Другими словами, большинство характерных особенностей, присущих взрослым, имеется уже у новорожденных.

3. Такое параллельное развитие систематических различий возможно благодаря пропорциональному в целом росту частей тела членистоногого. Отдельные части тела, как правило, не имеют своих специфических, изначальных скоростей роста.

4. Раннее возникновение, пропорциональный в основном рост и параллельное в общем развитие систематических отличий, в частности видовых, позволяют говорить об относительной устойчивости систематических форм у членистоногих и в практическом отношении дают систематику уверенность в возможности дифференцировать виды уже с ранних стадий развития.

5. Только вторичным путем, обычно в конце развития, образуются нарушения, диспропорциональности, в росте отдельных частей тела. Эти диспропорциональности могут приводить к усилению отдельных систематических различий. Особенно часто диспропорциональности в росте касаются вторичных половых признаков. Последние, в отличие от обычных систематических признаков, обыкновенно отсутствуют при рождении; в общем они отсутствуют и в первых возрастах, постепенно нарастают в средних и старших возрастах и внезапно сильно увеличиваются с переходом во взрослое состояние (с половым созреванием). Только наружные гениталии вполне отличимы уже при рождении, т. е. вторичные половые признаки развиваются, расходясь, усиливаясь с возрастом. В развитии вторичных половых признаков членистоногих наблюдается аналогия с развитием их у позвоночных животных.

6. Только ракообразные являются группой, где распространен диспропорциональный рост как вторичных половых, так и обычных систематических признаков. Поэтому у ракообразных может наблюдаться значительное расхождение систематических различий с возрастом.

Образование систематических различий в эмбриональном развитии членистоногих

1. Для членистоногих, особенно обладающих прямым развитием, характерен ранний и сокращенный морфогенез. Рано заканчивается дифференцировка, затем следует почти только рост. У форм с прямым развитием дифференцировка в основном заканчивается еще до рождения. Поэтому и возможно параллельное развитие систематических различий в постэмбриональный период онтогенеза. Систематические различия зависят главным образом от качественных различий в форме закладок. Насекомые с полным превращением обладают, кроме эмбрионального, еще вторым, поздним этапом морфогенеза (куколка).

2. Характерно малое количество общих зародышевых стадий у членистоногих. Зачатки характернейших органов и признаков различных групп членистоногих (классов, часто — отрядов, иногда и низших систематических категорий) обычно не имеют своей «истории» в онтогенезе; они налицо сразу, с первой закладкой, на ранней зародышевой полоске.

3. Широко распространено выпадение общих, примитивных, предковых стадий развития. Закладка признаков более низких систематических групп часто происходит одновременно с закладкой признаков более высоких групп. Нередко наблюдается даже более ранняя закладка признаков ниже стоящих групп — например отряда, класса, — чем выше стоящих групп — соответственно класса, типа («опережающие» признаки).

4. Среди членистоногих только у ракообразных морфогенез может быть равномерно растянут. Соответственно этому может наблюдаться расхождение, нарастание систематических различий с возрастом, благодаря чему развитие ракообразных и смогло послужить материалом для биогенетического закона.

Биогенетический закон в применении к членистоногим

Учение о рекапитуляции и девиации благодаря работам Мюллера по ракообразным стало, после дальнейших исследований и обобщения Геккеля, школьной истиной; между тем оно внушает неправильное представление об онтогенезе членистоногих в целом. Биогенетический закон или современная теория рекапитуляции находят только ограниченное приложение к типу членистоногих. Факты рекапитуляции у членистоногих имеют, как правило, слишком общий характер (более многочисленные и гомономные сегменты на зародышевых полосках, закладка лишних ко-

нечностей, претерпевающих различные превращения в онтогенезе, и некоторые другие). Они говорят о происхождении от более примитивных предков, о связи с аннелидообразными формами с более полно выраженной метамерией, но почти не могут быть использованы для филогении групп «внутри» Arthropoda.

О филогении членистоногих

1. Филогения членистоногих разработана неудовлетворительно. Она основана главным образом на морфологии взрослых форм (даже для Crustacea). Нельзя построить обоснованную родословную трахейнодышащих (в частности, насекомых), различных отрядов паукообразных, ракообразных ввиду отсутствия соответствующих онтогенетических (как и палеонтологических) данных.

2. Распространение полифилетических взглядов на объяснение происхождения основных стволов Arthropoda, а часто — и отдельных отрядов, подотрядов и низших систематических групп является отражением невозможности в настоящий момент построить рациональную филогению типа.

3. В развитии ракообразных онтогенез (науплиус) дает возможность обосновать лишь монофилию класса. Взаимоотношения отрядов Crustacea остаются темными.

4. Chelicerata — редкий пример среди членистоногих, где онтогенез помогает в установлении филогении, правда, лишь основных подразделений.

5. Тройной метод Геккеля в построении родословной членистоногих находит себе малое применение, являясь в большинстве случаев недостижимым идеалом.

Закономерности связи онтогенеза и филогенеза у членистоногих

Преобладающие способы филэмбриогенетических изменений у членистоногих отличаются от таковых у хордовых. Анаболии и девиации обнаруживаются редко, почему и трудно восстановить филогению членистоногих. Характерна ранняя закладка признаков в онтогенезе и отсутствие рекапитуляции анцестральных стадий. Такие раннеонтогенетические изменения следует толковать как архаллаксисы (А. Н. Северцов), связанные с сокращением развития и выпадением предшествующих стадий. Подобные филэмбриогенетические изменения затрудняют восстановление филогении.

Общие пути эволюции членистоногих

Членистоногие в целом эволюционировали по пути сохранения мелких размеров и усиленной плодовитости, обеспечивающей существование при относительной беззащитности животных.

Сокращение морфогенеза явилось особым путем биологического прогресса (ароморфоз — А. Н. Северцов, И. И. Шмальгаузен) в связи с выходом на сушу этих мелких форм и усилением борьбы за существование в новых экологических условиях.

Ракообразные, населяющие в большинстве своем морские водные просторы, находясь в условиях менее напряженной борьбы за существование, в ряде случаев сохранили более продолжительное развитие.

Дальнейшая эволюция вышедших на сушу членистоногих связана с приспособлением к разнообразным условиям суши (идиоадаптация) и характеризуется возникновением бесконечного разнообразия форм, отличающихся друг от друга часто мелкими, поверхностными признаками.

Литература

Бей-Биенко Г. Я., 1936. Кожистокрылые, Фауна СССР, Изд-во АН СССР.

Бирштейн Я. А., 1948. Новые взгляды на филогению членистоногих, Усп. совр. биол., т. XXV, вып. 1.

Боруцкий Е. В., 1925. Личинки пресноводных Harpacticoida (Copepoda), Тр. Косинск. биол. станции, вып. 3.

Ежиков И. И., 1930. Zur Geschichte und dem gegenwärtigen Zustande der Rekapitulationstheorie, Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog., Bd. 52.—1933. К теории рекапитуляции, Зоол. журн., т. XII, вып. 4.—1939. Соотношение онтогенеза и филогенеза, Усп. совр. биол., т. XI, вып. 2.—1940. Учение о рекапитуляции и его критики, в: Мюллер—Геккель, Основн. биоген. закон, Изд-во АН СССР.—1910а. Протерогенез Шиндевольфа, Усп. совр. биол., т. XIII, вып. 1.

Захваткин А. А., 1949. Сравнительная эмбриология беспозвоночных. Изд-во «Сов. наука».

Иванов П. П., 1933. Die embryonale Entwicklung von Limulus mollucanus, Zool. Jb., Anat., vol. 56.—1937. Общая и сравнительная эмбриология, Госиздат.—1940. Эмбриональное развитие сколопендры в связи с эмбриологией и морфологией Tracheata, Изв. АН СССР, серия биол., № 6.—1944. Первичная и вторичная метамерия тела, Журн. общ. биол., т. V, № 2.

Караваев В. А., 1894. К эмбриональному развитию Pyrrhocoris apterus L., Зап. Киевск. об-ва естествоиспыт., 13, 1 и 2.

Лебедкин С. И., 1932. Биогенетический закон и теория рекапитуляции, За марксистско-ленинское естествознание, вып. 3.—1936. Біягенетычны закон і тэорыя рэкапітуляцый, АН БССР, Менск.

Мартынов А. В., 1938. Очерки геологической истории и филогении отрядов насекомых (Pterigota), ч. 1, Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 7, вып. 4.

Матвеев Б. С., 1934. Морфологические закономерности эволюции, Усп. совр. биол., т. III, вып. 6.—1934а. Современное состояние учения о биологическом законе Э. Геккеля, Под знаменем марксизма, 3.—1936. Современные задачи эволюционной морфологии, Изв. АН СССР, серия биол., № 5.—1937. Двадцать лет исследования по морфологии позвоночных животных в СССР, Зоол. журн., т. XVI, вып. 5.—1937а. Задачи проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза. Изв. АН СССР, серия биол., № 1.—1937б. Биогенетический закон в прошлом и настоящем. Фронт науки и техники, 1.—1940. Эмбриологические основы изучения эволюционного процесса, Зоол. журн. т. XIX, вып. 4.—1956. О механизме передачи потомству приобретенных изменений, Совещание по проблеме индивидуального развития, тезисы докл., АН УССР, Киев.

Махотин А. А., 1940. Взаимоотношение типов филогенетического и онтогенетического изменения органов, ДАН СССР, т. XXVI, вып. 1.—1940а. Регрессивные черты в строении самок пяденицы-обдирало (Erannis defoliaria) и зимней пяденицы (Operophtera brumata), там же, т. XXVIII, вып. 4.

Мончадский А., 1937. Эволюция личинок и ее связь с эволюцией взрослых комаров, Изв. АН СССР, серия биол., № 4.

Мюллер Ф., 1864. За Дарвина (цит. по изд. 1940 г., Мюллер—Геккель, Основн. биоген. закон, Изд-во АН СССР).

Памяти акад. А. Н. Северцова, Сб., Изд-во АН СССР, 1939.

Римский-Корсаков М. Н., 1931. Современное состояние наших знаний о морфологии и систематическом положении низших насекомых, Тр. IV Всесоюз. съезда зоол., анат. и гистол., Киев.

Северцов А. Н., 1910. Эволюция и эмбриология, Дневн. XII съезда русск. естествоиспыт. и врачей.—1912. Этюды по теории эволюции, Киев (цит. по изд. 1922 г., Берлин).—1935. Модусы филэмбриогенеза, Зоол. журн., т. XIV, вып. 1.—1939. Морфологические закономерности эволюции, Изд-во АН СССР.

Сергеев А. М., 1940. О филогении некоторых эмбриональных приспособлений рептилий, Изв. АН СССР, серия биол., № 1.

Скуфьин К. В., 1938. К изучению пропорциональности роста высших ракообразных, Тр. Воронежск. гос. ун-та, т. X.

Федотов Д. М., 1924. О соотношении между Crustacea, Trilobita, Merostomata и Arachnida, Изв. Российск. Акад. наук—1936. Морфологические закономерности эволюции в применении к беспозвоночным, Изв. АН СССР, серия биол., № 5.—1937. Основные достижения в области морфологии беспозвоночных в СССР, Усп. совр. биол., т. VII, вып. 3.—1938. Филогения беспозвоночных в СССР за 20 лет, Зоол. журн., т. XVII, вып. 1.

Шванвич Б. Н., 1946. О соотношении отрядов высших насекомых в связи с происхождением полета, Зоол. журн., т. XXV, вып. 6.

Шмальгаузен И. И., 1937. Современные задачи феногенетики, Изв. АН СССР, серия биол. № 3.—1939. Пути и закономерности эволюционного процесса, Изд-во АН СССР.

Шмидт Г., 1937. А. Н. Северцов и его морфолого-эволюционные исследования, Усп. совр. биол., т. VII, вып. 1.—1940. А. Н. Северцов. Морфологические закономерности эволюции, Изд-во «Сов. наука», Библиогр. отд., 6.

Шпет Г. И., 1930. Entwicklung der sekundären Geschlechtsmerkmale in der Ontogenese des Chorthippus parallelus Zett. (Orthoptera), Roux'Arch., 122, 3—1931. Entwicklung der Artunterschiede in der postembryonalen Ontogenese zweier Arten der Gattung Chorthippus (Orthoptera), ibidem, 124, 2.—1935. Дифференцировка систематических признаков в онтогенезе байкальских бокоплавов, Зоол. журн., т. XIV, вып. 4.—1935а. К онтогенетическому анализу систематических отличий у прямокрылых насекомых, там же.—1947. Развитие систематических отличий в онтогенезе некоторых ракообразных, Изв. АН СССР, серия биол., № 5.

Шпет Г. и Шапошников А., 1931. Die Variabilität des männlichen und weiblichen Geschlechts bei Käfern, Zschr. Morphol. u. Ökol. d. Tiere, 22, 1.—1934. Розвиток статевого диморфізму у Blatta orientalis, Збірн. дослід. над індив. розвитком тварин, АН УРСР, 7.

Berlese A., 1909—1925. Gli insetti, vol. 1. Embriologia e Morfologia, Cap. IV. Embriologia generale, Milano.

Blunck H., 1914. Die Entwicklung des Dytiscus marginatus L., 1. T., Zschr. f. wissensch. Zool., Bd. III.

Brandt A., 1869. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Libelluliden und Hemipteren, Mem. Acad. St-Petersbourg, T. XIII.

De Beer G. R., 1930. Embryology and evolution, Oxford.

Franz V., 1927. Ontogenie und Phylogenie. Das sogenannte biogenetische Grundgesetz und die biometabolischen Modi. Abhandlungen zur Theorie der organischen Entwicklung, Hft. II, Berlin.

Garstang W., 1922. Theory of recapitulation. A critical re-statement of the biogenetic law, J. Linn. Soc. London, 35.

Garstang W. a. Gurney R., 1938. The descent of Crustacea from Trilobites. Evolution.

Gerhardt U., 1926—1927. Chelicerata, Kükenthal — Krumbach, Handb. d. Zool., Bd. III, Hft. II, Lfg. III.

Graber V., 1890. Vergleichende Studien am Keimstreifen der Insekten, Denkschr. Acad. Wiss. Wien, Bd. 57.

Gurney R., 1931. British fresh-water Copepoda, vol. I, London.

Haeckel E., 1866. Generelle Morphologie der Organismen, Berlin.

Handlirsch A., 1937. Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten, I. T., Wien.—1939. Idem, II. T.. Ann. d. Naturhist. Mus. Wien.

Heinz P., 1937. Transplantation und Regeneration der Flügel zur Untersuchung ihrer Formbildung bei einem Schmetterling mit Geschlechtsdimorphismus, Orgyia antiqua L., Arch. f. Entw.-Mech., Bd. CXXXVI, Hft. 1.

Helfer H., 1926—1927. Pantopoda, Kükenthal — Krumbach, Handb. d. Zool., Bd. III, Hft. II, Lfg. III.

Heymons R., 1895. Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren, Jena.—1897. Segmentierung und Körperbau der Myriapoden, Sitz. Ber. Akad. Wiss. Berlin, XXXIII. — 1897. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma saccharina L., Zschr. Wiss. Zool., 62.—1901. Entwicklungsgeschichte der Scolopender, Zoologica, Bd. 13.

Huxley J. S., 1931. Relative growth of mandibles in stag-beetles (Lucanidae), Linn. Soc. J. Zool., 37.—1931a. Note on differential growth, Amer. Nat., 65.

Imms A. D., 1936. The ancestry of insects, Trans. Soc. Brit. Entomol., vol. III.

Kuhn O., 1939. Die Stammesgeschichte der wirbellosen Tiere im Lichte der Paläontologie, Verl. G. Fischer, Jena.

Kükenthal W. u. Krumbach Th., 1926—1927. Handbuch der Zoologie, Berlin — Leipzig.

Lignau N. G., 1911. Über die Entwicklung von Polydesmus abchasius, Zool. Anz., Bd. 37.

Mayer A., 1935. Some historical aspects of the recapitulation idea, Quart. Rev. Biol., vol. 10.

Meckel J. F., 1821. System der vergleichenden Anatomie, Halle.

Müller Fritz, 1864. Für Darwin, Leipzig.

Naef A., 1917. Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Urkunde ihrer Stammesgeschichte, Jena.

Nauck Th., 1931. Über umwegige Entwicklung. Untersuchung über eine ontogenetische Entwicklungsweise und ihre Beziehung zur Phylogenese, Jb. f. Morphol. u. mikr. Anat., Abt. I, Bd. 66.

Schulze D., 1936. Trilobita, Xiphosura, Acarina. Eine Morphologische Untersuchung über Plangleichheit zwischen Trilobiten und Spinnentieren, Zschr. f. Morphol. u. Ökol. d. Tiere, Bd. 32.

Show M. E., 1928. A contribution to the study of relative growth of parts in Inachus dorsettensis, Brit. J. Exp. Biol., 6.

Sedgwick A., 1910. The influence of Darwin on the study of animal embryology, Darwin and modern science, ed. by A. Seward, Cambridge.

Seidler B., 1940. Vergleichend-morphologische Untersuchungen der Eistruktur nahe verwandter Käferarten, Zschr. f. Morphol. u. Ökol. d. Tiere, Bd. 36.

Snodgrass R. E., 1928. Morphology and evolution of the Insect head and its appendages, Smithson. Miscell. Collect, vol. 81, No. 3.—1938. Evolution of the Annelida, Onychophora and Arthropoda, ibidem, vol. 97, No. 6.

Strindberg H., 1916. Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Mallophaga, Zschr. f. Wiss. Zool., Bd. 115.
Tazelaar M. A., 1933. A study of relative growth of Uca pugnax, Arch. f. Entw.-Mech., Bd. CXXIX.
Weber H., 1933. Lehrbuch der Entomologie, Verl. G. Fischer, Jena.

ON THE RELATION BETWEEN THE ONTOGENY AND PHYLOGENY IN THE ARTHROPODS

G. I. SPETT

Research Institute of the Pond and Lake-River Fishery. Ministry of the Fish Industry of the Ukrainian SSR

Summary

The problem of the relation between the ontogeny and phylogeny in different groups of the Arthropods (Orthoptera, Amphipoda, Cladocera, Copepoda, Acarina) was worked out in the present paper.

Arthropods are characterized by the early development of the systematic differences in the ontogeny. The early rise and, in the majority of the groups, the proportional growth and parallel development of the systematic differences make us speak about the relative stability of the systematic forms in the Arthropods and enable the taxonomist to differentiate species at the young developmental stage. The brakes, the disproportions in the growth of the separate parts of the body, are formed secondarily, more often toward the end of the development. The disproportions of the growth concern particularly often the secondary sex characters. Thus, the Crustacea are a group characterized by the disproportional growth of both, the secondary sex characters, and the common systematic characters.

The embryonic development of the Arthropods, in particular of the Ametabola, is characterized by the early and shortened morphogenesis. The differentiation is early completed, and then almost only the growth takes place. Holometabola have, besides the embryonic, also a second, later morphogenetic stage (pupa).

The rudiments of the most characteristic organs and characters of the different Arthropod groups (classes, orders, sometimes lower groups) are, as a rule, formed in the ontogeny at once, at the stage of the early germal band. The falling out of the general, primitive, ancestral developmental stages is often to be found.

Only in the Crustacea, unlike other groups of the Arthropods, morphogenesis may be evenly lengthened. Accordingly, a discord, an accumulation of the systematic differences with the age may be observed in this group. Owing to this fact the development of the Crustacea was applied as a material to the development of the biogenetic law.

The biogenetic law, or the current theory of recapitulation on the whole are applied in the Arthropods only on a limited scale. Anabolies and deviations are seldom to be found here. The archallaxes (A. N. Severtsov) connected with the shortening of the development and the falling out of the preceding stage are very characteristic. Such phylembryogenetic changes make the phylogeny reconstruction very difficult.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVI 1957 ВЫП. 1

О СЕЙСМОСЕНСОРНОЙ СИСТЕМЕ ХВОСТАТЫХ АМФИБИЙ В СВЯЗИ С ВОПРОСОМ О ПРОИСХОЖДЕНИИ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

Акад. И. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

Зоологический институт АН СССР

Исследование распределения сейсмосенсорных органов на голове у хвостатых амфибий показало наличие весьма примитивных соотношений у личинок представителей семейства Hynobiidae (Шмальгаузен, 1955). У других хвостатых амфибий сейсмосенсорная система упрощена. Она состоит из меньшего числа линий, правильность расположения отдельных органов нарушается. Однако вместе с тем нельзя говорить о редукции (у личинок). У форм с продленной личиночной жизнью и в особенности у постоянно-водных амфибий в некоторых линиях наблюдается иногда значительное вторичное размножение этих органов.

В основу моего описания распределения сейсмосенсорных органов были положены наблюдения над личинками Ranodon sibiricus. У личинок Hynobius Kayserlingii имеются в общем те же соотношения. Однако значительная пигментация кожи, затруднявшая точное изучение личинок Hynobius, заставила меня остановиться на описании Ranodon. Теперь после осмотра предварительно обесцвеченных личинок (перекисью водорода), я вижу, что у Hynobius на ранних стадиях личиночного развития линии сейсмосенсорных органов расположены еще правильнее, чем у Ranodon. Они представлены даже несколько полнее (особенно поперечные ряды на дорсальной стороне головы), хотя общее число органов, в связи с меньшей величиной личинок, заметно ниже. Поэтому я даю здесь краткое описание сейсмосенсорной системы Hynobius Kayserlingii в качестве введения к рассмотрению особых отношений в области подглазничного ряда.

Эти отношения были уже частью вскрыты [премаксиллярная линия и ее иннервация (Шмальгаузен, 1955)], но здесь рассматриваются более специально, так как в них весьма ярко отразилась история кистеперых рыб (Osteolepida) и их ближайших наземных потомков.

Распределение сейсмосенсорных органов у молодых личинок Hynobius Kayserlingii

Надглазничная линия (linea supraorbitalis) имеет типичное расположение и состоит из 16—19 органов на каждой стороне. Впереди она упирается в средину премаксиллярного ряда органов. Позади связана с передним поперечным рядом и смыкается с верхним концом заднеглазничной части подглазничной линии (рис. 1, 2 и 4).

Подглазничная линия (l. infraorbitalis) содержит в своей окологлазничной части (pars infra- et postorbitalis), включая слезный изгиб (flexura lacrymalis), 14—18 органов, в несколько обособленной субназальной части (pars subnasalis) — около четырех-пяти органов (рис. 2,

3 и 5). Премаксиллярный ряд (pars praemaxillaris) довольно изменчив. Он состоит на каждой стороне из четырех-шести органов, расположенных в правильный ряд (рис. 2), или из несколько большего (до восьми) числа органов с частью двухрядным расположением (рис. 3). В некоторых случаях премаксиллярные линии правой и левой стороны почти сходятся посредине, так что можно говорить о наличии передней комиссуры (рис. 3).

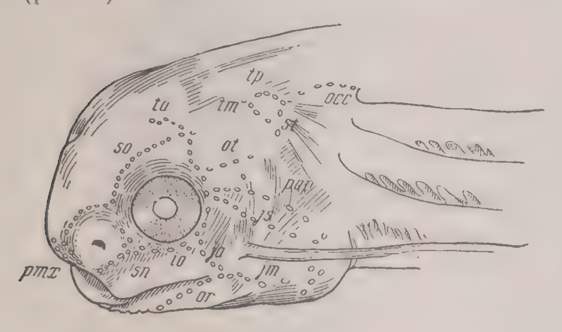


Рис. 1. Голова личинки Hynobius Kayserlingii 15 *мм* длиной. Вид сбоку и немного спереди

io — подглазничная линия, *ja*, *jm*, *js* — передняя, средняя и верхняя югальные линии, *occ* — затылочный отдел височной линии, *or* — оральная линия, *ot* — ушная линия, *pmx* — премаксиллярная линия, *pop* — преоперкулярная линия, *sn* — субназальный отдел подглазничной линии, *so* — надглазничная линия, *st* — надвисочный отдел височной линии, *ta*, *tm* *tp* — передняя, средняя и задняя поперечные линии головы

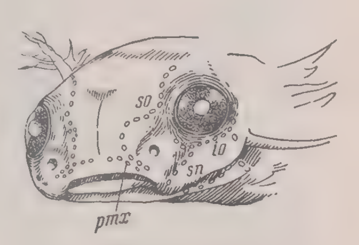


Рис. 3. Голова личинки Hynobius около 14 *мм* длиной. Вид спереди и немного сбоку

Обозначения те же, что на рис. 1

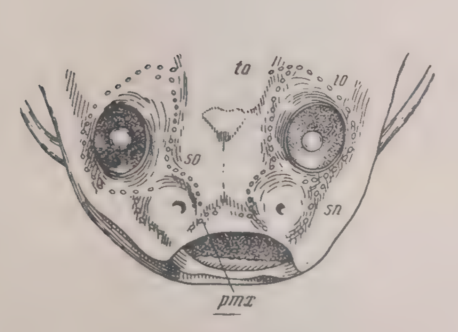


Рис. 2. Голова личинки Hynobius около 15 *мм* длиной. Вид сверху и немного спереди

Обозначения те же, что на рис. 1

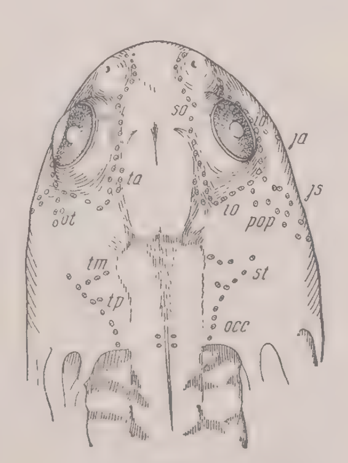


Рис. 4. Голова личинки Hynobius 16 *мм* длиной. Вид сверху

Обозначения те же, что на рис. 1

В и с о ч н а я л и н и я сейсмосенсорных органов (l. temporalis) построена так же, как у Ranodon. Ушная ее часть (p. otica) обычно хорошо выражена и состоит из двух-четырех органов (рис. 1). Надвисочная и затылочная части височной линии (p. supratemporalis et p. occipitalis) отделены от ушной части относительно небольшим перерывом и образуют правильный дугообразный ряд из восьми-девяти органов (рис. 1 и 4). От него отходят в дорсальном направлении два поперечных ряда органов — средний и задний.

П о п е р е ч н ы е л и н и и головы (l. transversae anterior, media et posterior) довольно хорошо выражены. Наиболее изменчива по положе-

нию и по числу органов передняя из них. Иногда она состоит из трех-пяти типично расположенных органов (рис. 1). В других случаях она ложится параллельно надглазничной линии и производит впечатление частичного удвоения последней (рис. 4). Средняя поперечная линия состоит из трех-четырех органов, а задняя — из одного-трех органов (рис. 1 и 4). Кроме этого, в затылочной части головы располагаются еще две пары дорсальных органов (рис. 4). Представляют ли эти органы остаток затылочной комиссуры, или последней гомологичны элементы заднего поперечного ряда (как я предполагал раньше, — Шмальгаузен, 1955) — приходится оставить пока нерешенным.

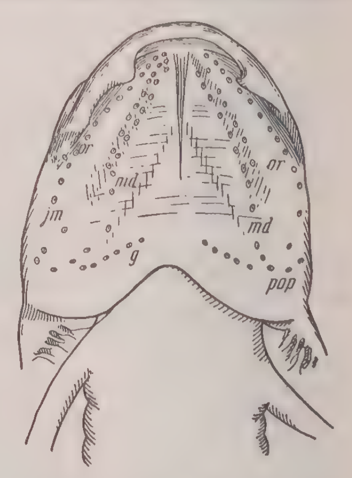


Рис. 6. Голова той же личинки Hynobius. Вид снизу

g — гулярная линия, *md* — мандибулярная линия (посредине раздваивается). Остальные обозначения см. на рис. 1

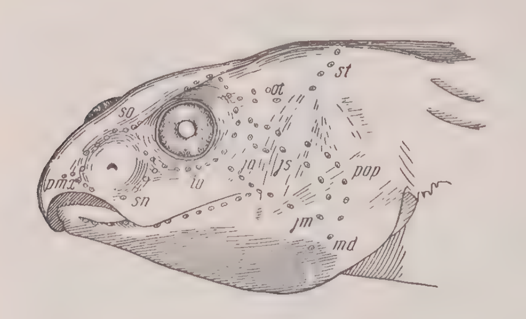


Рис. 5. Голова той же личинки Hynobius. Вид сбоку

md — мандибулярный ряд (начало). Остальные обозначения см. на рис. 1

Преоперкулярный ряд сейсмосенсорных органов (l. praeopercularis) у Hynobius, в отличие от Ranodon, своим передним (верхним) концом вплотную примыкает к посторбитальной части подглазничной линии (рис. 1 и 5). Он содержит восемь-десять органов, располагающихся в виде правильной дугообразной линии.

Мандибулярная линия (l. mandibularis), как это и вообще типично, образует непосредственное продолжение преоперкулярного ряда и, как у Ranodon, на половине своего пути раздваивается. Она содержит в своей главной части около 12 органов и в боковой ветви — шесть-десять органов (рис. 6).

Гулярная линия (l. gularis) представляет собой правильный ряд, содержащий около шести органов (рис. 6).

Югальные ряды органов (l. jugales superior, media et anterior) отличаются от соответствующих линий Ranodon гораздо более правильным расположением. Верхний ряд впереди вплотную примыкает к посторбитальной части подглазничного ряда (рис. 1 и 5), а позади смыкается у конца преоперкулярной линии со средним рядом. Верхний югальный ряд содержит около восьми органов, средний ряд, идущий к углам рта, включает три-пять органов. Передний югальный ряд, идущий от углов рта к подглазничному ряду, составляется из трех-четырех органов.

Оральная линия сейсмосенсорных органов, начинаясь в углах рта от стыка передней и средней югальных линий, идет вперед вдоль дорсального края нижней челюсти и содержит 10—12 органов (рис. 1, 5 и 6).

Индивидуальные различия в числе и расположении органов имеются, но у молодых личинок они не особенно велики. У более поздних личинок, по-видимому, имеет все же место развитие добавочных органов, что приводит к некоторому нарушению правильности их расположения. Изучение этих вторичных изменений не входило в задачи данной работы.

Иннервация подглазнично-предчелюстного ряда сейсмосенсорных органов

Нервы сейсмосенсорной системы развиваются, как известно, в тесной связи с эктодермальными плакодами — закладками чувствующих органов этой системы. По мере разрастания и дифференцировки этих плакод в виде полос утолщенной эктодермы непосредственно под ними растут и дифференцируются соответствующие нервы. После распада этих полос на отдельные зачатки сейсмосенсорных органов нервы отделяются от эктодермы, но сохраняют поверхностное положение непосредственно под кожей и исходную связь с чувствующими органами посредством отдельных веточек. Однако впереди от глаза у личинок Hynobius и Ranodon зачаток щечного нерва (n. buccalis VII) отделяется от эктодермы и, направляясь вглубь, огибает обонятельный мешок с медиальной стороны. Это наблюдается уже на эмбриональных стадиях развития еще до образования отдельных чувствующих бугорков и до развития внутренней ноздри (первичной хоаны). Картина самых первых стадий дифференцировки щечного нерва в предглазничной области видна на рис. 7, на котором изображен срез, случайно захвативший почти весь ход этого нерва впереди от глаза. На немного более поздних стадиях развития быстро дифференцируются сейсмосенсорные органы и связанные с ними нервы. У вылупившихся личинок нервы сейсмосенсорной системы уже хорошо развиты.

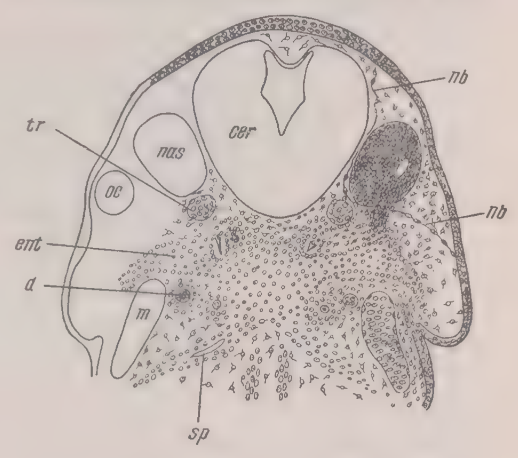


Рис. 7. Фронтальный срез через голову эмбриона Hynobius 10 *мм* длиной

cer — передний мозг, *d* — зачатки зубов, *ent* — энтодермальная роговая складка, *m* — мекелев хрящ, *nas* — обонятельный мешок, *nb* — закладка щечного нерва, *oc* — нижний край глаза, *sp* — первая висцеральная складка, *tr* — трабекулы черепа

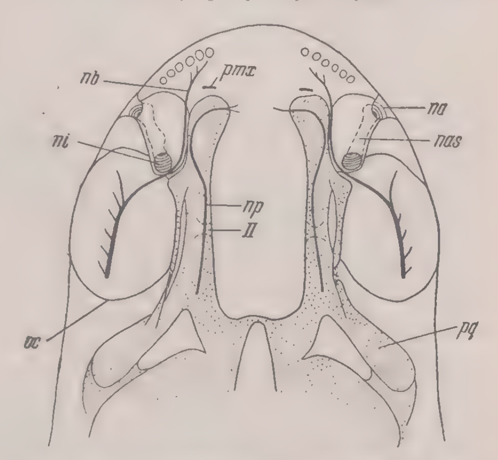


Рис. 8. Реконструкция передней части головы личинки Ranodon 22 *мм* длиной. Вид снизу

na — ноздря, *nas* — обонятельный мешок (его полость отмечена прерывистой линией), *nb* — n. buccalis VII, *ni* — внутренняя ноздря (хоана), *np* — n. palatinus VII, *oc* — контур глаза, *pmx* — восходящий отросток praemaxillare, *pq* — palatoquadratum, II — выход зрительного нерва

В предыдущей моей работе (Шмальгаузен, 1955) я выделил предчелюстную часть инфраорбитальной линии как самостоятельное образование. Это было сделано на том основании, что она развивается у Hynobiidae из отдельной плакоды, лежащей впереди от обонятельного мешка, и иннервируется особой ветвью щечного нерва, которая занимает совершенно исключительное положение, проходя в глубине, медиально от обонятельного мешка. Более детальное изучение хода щечного нерва показывает особое значение еще одной части подглазничной линии сейсмосен-

сорных органов: именно субназальная часть этой линии иннервируется особыми, довольно длинными предглазничными ветвями щечного нерва.

У молодых личинок Hynobius хорошо выражены как самостоятельность премаксиллярной линии (рис. 2 и 3), так и некоторая обособленность субназального отдела (рис. 2, 3 и 5), который имеет вид ответвления от инфраорбитального ряда органов. Изучение хода n. buccalis показывает следующее. У молодой, едва вылупившейся из оболочек, личинки Ranodon n. buccalis спускается позади глаза и проходит поверхностно, под кожей, вдоль нижней стенки орбиты (рис. 8). По пути он отдает небольшие веточки к сейсмосенсорным органам подглазничного ряда. В передней части орбиты он отдает еще одну более крупную ветвь вперед и тут же круто поворачивает вглубь, огибает сзади и медиально канал внутренней ноздри (хоаны), проходит по вентро-медиальному краю обонятельного мешка вперед (рис. 8) и выходит латерально от основания восходящего отростка премаксиллярной кости в переднюю часть головы, где иннервирует обычно шесть чувствующих бугорков премаксиллярного ряда. На своем пути вокруг обонятельного мешка щечный нерв ложится очень близко от нёбной ветви лицевого нерва (n. palatinus VII). Однако эта ветвь проходит более вентрально, непосредственно под трабекулами. Так же близко, но более дорсально выходит вперед ветвь тройничного нерва, которая иннервирует кожу премаксиллярной области. Во всяком случае на этих стадия развития у молодых личинок Ranodon своеобразный ход щечного нерва может быть прослежен без особых трудностей и без применения специальных методов. Примерно то же самое я нахожу у Hynobius. Впереди от глазницы щечный нерв отдает более крупную ветвь вперед, к субназальной области, и, круто поворачивая непосредственно над анторбитальными отростками черепа вглубь, огибает канал внутренней ноздри сзади и затем медиально. Далее нерв идет вперед по вентральной стенке обонятельного мешка параллельно его медиальному краю. По медиальной поверхности обонятельного мешка проходит также несколько передних ветвей глубокого глазничного нерва (n. ophthalmicus profundus V), которые частично выходят к коже переднего конца головы подобно описываемой части щечного нерва. Однако главные ветви глазничного нерва проходят более дорсально. Лишь одна не-

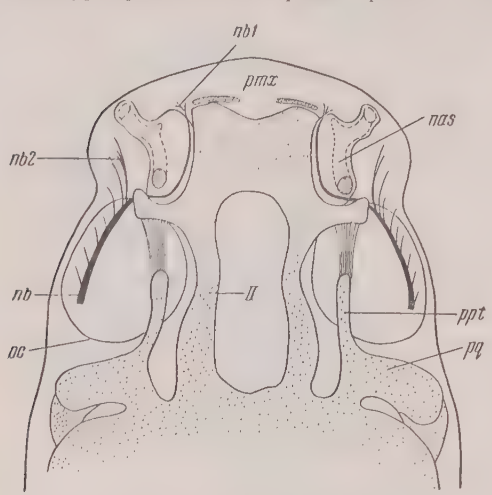


Рис. 9. Реконструкция передней части головы личинки Ranodon 26 *мм*. Вид снизу

nb 1 и *nb 2* — первичный конец ствола и вторичные (субназальные) ветви n. buccalis, *ppt* — птеригоидный отросток нёбно-квадратного хряща. Остальные обозначения см. на рис. 8

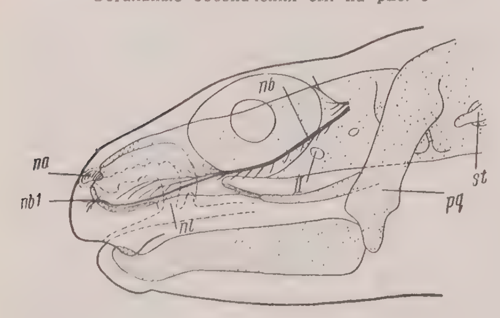


Рис. 10. Реконструкция передней части головы личинки Ranodon 35 *мм*. Вид сбоку

nb 1 — первичный конец ствола n. buccalis, *st* — stapes. Остальные обозначения см. на рис. 8

большая ветвь ложится в непосредственной близости от щечного нерва. Все же и на этих стадиях можно безошибочно проследить за ходом данных нервов. На более поздних стадиях это становится труднее, особенно у Hynobius, вследствие разрастания обонятельных мешков которые, вплотную прижимаются к медиальной и базальной стенки обонятельной капсулы.

На рис. 9 изображена реконструкция более развитой личинки Ranodon. Здесь видны дальнейшие дифференцировки в ветвлениях щечного нерва. Дорсально, у переднего конца нижнего края глазницы, от основного ствола n. buccalis отходят две-три отдельные ветви, которые выходят вперед (и вниз) на поверхность субзональной части головы, где они снабжают у Ranodon шесть-восемь сейсмосенсорных органов соответствующего ряда (p. subnasalis). Рис. 10 показывает ветвления щечного нерва у еще более крупной личинки Ranodon на реконструкции по сагиттальным срезам. Здесь видно, что небольшие ветки главного ствола щечного нерва (*nb l*) снабжают сейсмосенсорные органы, расположенные между глазом и ноздрей (flexura lacrymalis). Две-три более длинные ветви идут, дугообразно изгибаясь вниз, к субназальному ряду. Продолжение же главного ствола уходит вглубь (рис. 9 и 10), огибает внутреннюю ноздрю и обонятельный мешок с медиальной стороны и выходит к коже передней части головы, где иннервирует сейсмосенсорные органы предчелюстной линии.

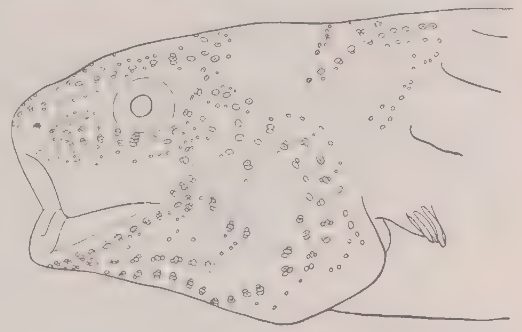


Рис. 11. Голова аксолотля (Amblystoma tigrinum) 25 *мм* длиной. Вторичное размножение органов путем деления (группы органов) и новообразования (мелкие органы)

Таким образом, мы можем отметить, что передняя часть щечного нерва занимает у Hynobiidae совершенно особое положение, отличное от такого всех прочих нервов, снабжающих сейсмосенсорные органы. Эти нервы, как правило, никогда не уходят внутрь, а всегда распространяются и ветвятся непосредственно под кожей, снабжая кратчайшим путем соответствующие органы. Только щечный нерв некоторых хвостатых амфибий (Hynobiidae) на средине своего пути между глазом и органом обоняния внезапно уходит вглубь, огибает хоану и обонятельный мешок с медиальной стороны и выходит вновь на поверхность под кожей передней части головы.

Со своеобразным ходом щечного нерва именно и связано то обстоятельство, что инфраорбитальная линия сейсмосенсорных органов оказывается разорванной — передняя, премаксиллярная ее часть совершенно отделена от собственно подглазничной части. Этот разрыв был бы очень большим, если бы он не восполнялся субназальным рядом органов, имеющим явно особое значение и связанным с отдельными ветвями щечного нерва, которые отходят прямо впереди глазниц от главного его ствола (рис. 9 и 10).

Понять эти своеобразные соотношения можно только при учете истории обонятельного органа и его ноздрей, как она выявляется по данным морфологии и палеонтологии.

Замечания о сейсмосенсорной системе других Urodela

У других хвостатых амфибий наблюдается некоторое упрощение в распределении сейсмосенсорных органов. Очень просто и все же относи-

тельно примитивно расположены сейсмосенсорные органы у Triton cristatus (Шмальгаузен, 1955). Здесь редуцированы главным образом органы височной области. Я первоначально не находил у тритона премаксиллярной линии. Однако на срезах ее существование устанавливается без труда. На осмированном материале (фиксировано жидкостью Германна)

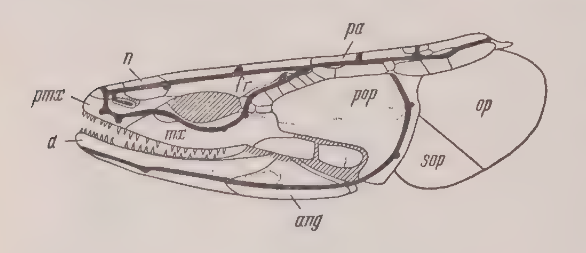


Рис. 12. Череп Polypterus сбоку (по E. Jarvik, 1944). Каналы сейсмосенсорной системы залиты тушью

ang — angulare, *d* — dentale, *fr* — frontale, *mx* – maxillare, *n* – nasale, *op* — operculum, *pa* – parietale, *pmx* — praemaxillare, *pop* — praeoperculum *sop* — suboperculum

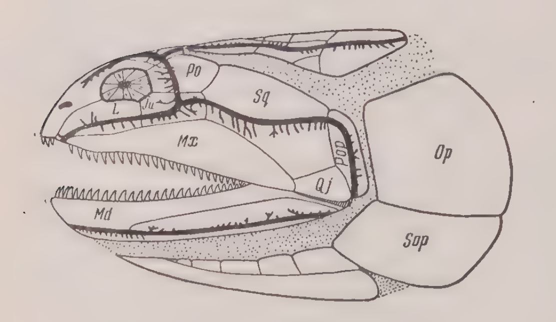


Рис. 13. Череп Osteolepis macrolepidotus (по G. Säve-Söderbergh, 1932)

Ju — jugale, *L* – lacrymale, *Md* — dentale, *Mx* — maxillare, *Op* – operculum, *Po* — postorbitale, *Pop* — praeoperculum, *Qj* — quadratojugale, *Sop* — suboperculum, *Sq* — squamosum

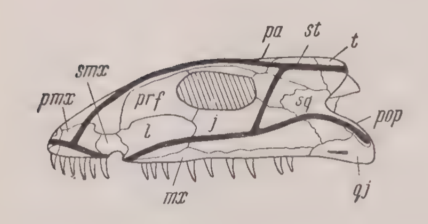


Рис. 14. Череп Ichthyostega (по Вестоллу)

j — jugale, *l* — lacrymale, *mx* — maxillare, *pa* — parietale, *pmx* — praemaxillare, *pop* – praeoperculum, *prf* — praefrontale, *qj* – quadratojugale, *smx* — septomaxillare, *sq* — squamosum, *st* — supratemporale, *t* — tabulare

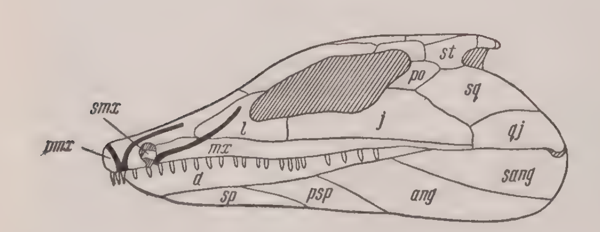


Рис. 15. Череп Megalocephalus (по D. M. Watson, 1926)

ang — angulare, *d* — dentale, *j* — jugale, *l* — lacrymale, *mx* — maxillare, *pmx* — praemaxillare, *po* — postorbitale, *psp* — postspleniale, *qj* — quadratojugale, *sang* — supraangulare, *smx* — septomaxillare, *sp* — spleniale, *sq* — squamosum, *st* — supratemporale

удается с достоверностью проследить и за медиальной ветвью n. buccalis, которая как и у Hynobiidae, огибает хоану и обонятельный мешок с медиальной стороны (по вентральному ее краю) и, выходя вперед, иннервирует сейсмосенсорные органы премаксиллярной линии.

Сейсмосенсорная система упрощена и вместе с тем весьма изменена вследствие вторичного размножения ее органов у обыкновенного аксолотля (Amblystoma tigrinum). Премаксиллярной линии здесь нет, как нет и

медиальной ветви щечного нерва. Число отдельных чувствующих органов значительно возрастает вследствие вторичного их размножения не только путем деления — что приводит к образованию характерных групп из нескольких органов (рис. 11), — но и путем развития добавочных сейсмосенсорных органов, нарушающих первично правильное их линейное расположение. Возникают даже новые ряды органов, как, например, ряд, проходящий впереди, вдоль основания наружных жабр (рис. 11).

Инфраорбитальная линия также вторично усложняется — как путем деления органов, так и путем развития добавочных органов под нею и в промежутке между глазом и наружной ноздрей. Происходит также вторичное разрастание этой линии вперед под ноздрей (рис. 11) до переднего конца головы. Развивающиеся на переднем конце головы сейсмосенсорные органы этого ряда занимают тогда положение органов премаксиллярного ряда. Они иннервируются, однако, вторичным, латеральным (а не медиальным) продолжением основного инфраорбитального ствола щечного нерва.

Таким образом, у аксолотля после редукции премаксиллярного ряда с его нервом и разрастания субназального продолжения подглазничного ряда вперед, явно вторично восстанавливается полная непрерывность инфраорбитальной линии и единство ее иннервации.

Подглазничный канал костных рыб и стегоцефалов

У всех рыб (Amia, Lepidosteus и др.), у которых изучено эмбриональное развитие сейсмосенсорной системы, подглазничный канал развивается как единое целое из одного источника, именно — из плакоды, растущей сзади наперед под глазом и под органом обоняния до переднего конца головы, где зачатки обеих сторон сходятся для образования передней (этмоидной) комиссуры. Эта непрерывность инфраорбитального канала сохраняется и у большей части взрослых рыб с костным скелетом (рис. 12).

Другое положение наблюдается у некоторых кистеперых (Osteolepida) и у двоякодышащих рыб. У Osteolepis подглазничный канал кончается в переднем конце слезной кости (lacrymale) у края челюсти под органом обоняния (рис. 13). Передней комиссуры, по-видимому, нет (G. Säve-Söderbergh, 1933). Таково же положение у Dipterus. Подглазничный канал идет, однако, без перерыва до передней комиссуры у Eusthenopteron из кистеперых рыб (E. Jarvik, 1944). Вероятно, эта непрерывность имеет здесь вторичный характер, подобно непрерывности инфраорбитального канала многих стегоцефалов. У современных двоякодышащих (Ceratodus, Protopterus) подглазничный канал всегда заканчивается под органом обоняния. Передняя комиссура (или даже две комиссуры у Ceratodus) вторично связывает надглазничные каналы.

И у стегоцефалов передняя комиссура очень часто связывает между собой не подглазничные каналы, а передние концы надглазничных. Можно было бы спорить о морфологическом значении этой комиссуры, если бы мы не знали ее иннервации у костных рыб.

У древнейших рахитомных и эмболомерных стегоцефалов положение подглазничного канала (у Ichthyostega) или борозды (у других Labyrinthodontia) поразительно сходно с его положением у Osteolepis.

У Ichthyostega подглазничный канал, по-видимому, кончается в переднем конце слезной кости (lacrymale) у края челюсти под органом обоняния (у заднего края ноздри, — рис. 14). Передняя комиссура связана с надглазничным каналом. Соединение с инфраорбитальным каналом в субназальной области имеется на некоторых реставрациях. У Colosteus, по Ромеру, подглазничный канал заканчивается позади ноздри (рис. 16). Передняя комиссура соединена с концами надглазничных борозд. У Megalocephalus (Loxommoidea) подглазничный канал кончается

у заднего края ноздри (D. Watson, 1926, рис. 15). Передняя комиссура явно вторично связана с надглазничным каналом. У Palaeogyrinus (Embolomeri), по Уотсону, подглазничная борозда заканчивается у заднего края ноздри (рис. 16). Точно так же и у Eogyrinus она не заходит за пределы слезной кости.

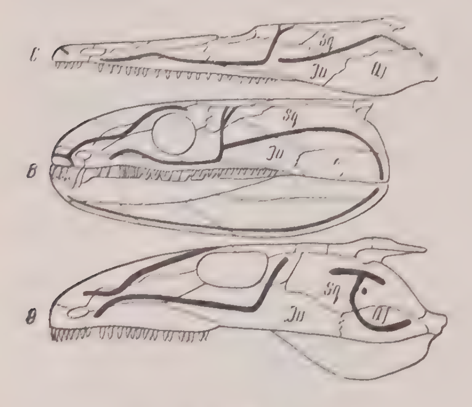


Рис. 16. Борозды сейсмосенсорных органов на черепе лабиринтодонтов. Вид сбоку. *A* — Palaeogyrinus decorus (по D. M. Watson, 1926), *B* — Colosteus scutellatus (по Ромеру), *C* — Lyrocephalus Kochi (по G. Säve-Söderbergh, 1932)

Sq — squamosum, *Ju* — jugale, *Qj* — quadratojugale

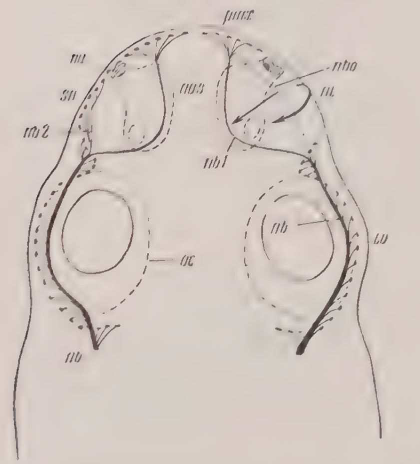


Рис. 17. Схема инфраорбитальной линии Urodela и ее иннервации. На правой стороне рисунка двойной прерывистой линией показано первичное положение щечного нерва у предков кистеперых рыб, прерывистой стрелкой — его смещение при перемещении задней ноздри внутрь ротовой полости. Жирной прерывистой стрелкой показан путь перемещения ноздри

io — подглазничный ряд органов, *na* — наружная ноздря, *nas* — обонятельный мешок *nb* — n. buccalis, *nbo* — первичное положение щечного нерва, *nb 1* — положение передней части щечного нерва у Hynobiidae, а также, вероятно, у стегоцефалов; *nb2* — вторичные ветви щечного нерва к субназальному ряду (дают начало новому продолжению главного ствола у аксолотля и, вероятно, многих других амфибий, *nl* — путь перемещения задней ноздри, *oc* — контур глаза, *pmx* — премаксиллярный ряд органов, *sn* — субназальный ряд

То же самое наблюдается нередко и у позднейших стегоцефалов, например Lyrocephalus (рис. 16). У других лабиринтодонтов картины часто менее определены. Так, А. П. Быстров и И. А. Ефремов (1940) отмечают, что у Benthosuchus инфраорбитальная борозда под ноздрей всегда неясна. Несомненно, что в некоторых случаях непрерывность инфраорбитальной борозды возникала только на реставрациях. Однако можно считать несомненным, что у некоторых хорошо изученных позднейших лабиринтодонтов (например, Dvinosaurus) подглазничная борозда действительно без перерыва проходила вперед под ноздрей и соединялась с передней комиссурой.

На основании сравнения с Osteolepis и древнейшими стегоцефалами мы должны считать, что непрерывность инфраорбитальной борозды у позднейших стегоцефалов есть результат вторичного разрастания этой борозды вперед под ноздрей до установления нового соединения с передней комиссурой (т. е. с предчелюстной бороздой). Этот процесс стал возможным лишь после того, как наружная ноздря, сдвинувшаяся у исходных форм вниз, к самому краю челюсти (рис. 13, 14 и 15), вновь поднялась вверх и заняла свое положение на спинной стороне передней части головы.

У наиболее примитивных стегоцефалов, как и у Osteolepis, подглазничная борозда (или канал) заканчивается слепо у переднего конца слезной кости. Интересны некоторые детали. По Уотсону, у Palaeogyrinus «под максиллярным каналом lacrymale представляет толстую кость и включает в своей субстанции настоящий канал, лежащий под бороздой и связанный с нею небольшими неправильно распределенными отверстиями» (D. Watson, 1926, p. 220).

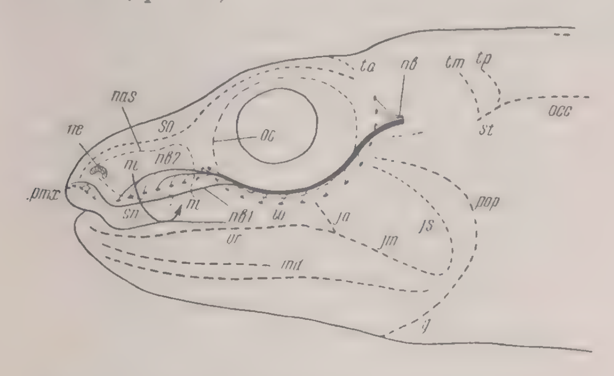


Рис. 18. Схема распределения сейсмосенсорных органов и иннервация подглазничного ряда у Urodela. Стрелка отмечает путь перемещения задней ноздри

g — гулярная линия, *io* — подглазничная линия, *ja*, *jm*, *js* — передняя, средняя и верхняя югальные линии, *md* — мандибулярная линия, *nas* — контур обонятельного мешка (штриховая линия), *nb* — щечный нерв, *nb1* и *nb2* — первичное и вторичное продолжение щечного нерва, *ne* и *ni* — наружная и внутренняя ноздри, *oc* — контур глаза (штриховая линия), *occ* — затылочная часть височной линии, *or* — оральная линия, *ot* — ушная линия, *pmx* — премаксиллярная линия, *pop* — преоперкулярная линия, *sn* — субназальный отдел подглазничной линии, *so* — надглазничная линия, *st* — надвисочный отдел височной линии, *ta*, *tm*, *tp* — передняя, средняя и задняя поперечные линии головы

Несомненно, что в этом канале лежал именно основной ствол щечного нерва (n. buccalis VII). То обстоятельство, что он лежал в «настоящем канале», показывает, что это был довольно мощный нервный ствол, функция которого не могла ограничиваться связью с несколькими последними сейсмосенсорными органами, располагавшимися в борозде на слезной кости. Очевидно, он продолжался дальше вперед и иннервировал переднюю комиссуру (т. е. предчелюстную борозду). На своем пути он встречал обонятельный мешок, с его наружной и внутренней ноздрями. Нерв мог достигнуть передней комиссуры, только обогнув обонятельный мешок и внутреннюю ноздрю (первичную хоану) с медиальной стороны. Совершенно такое же положение нерв должен был занять у Ichthyostega, Megalocephalus, а также, конечно, и у Osteolepis.

Перемещение ноздрей и разрыв подглазничного канала

Положение ноздрей у древнейших стегоцефалов создает впечатление, как будто у исходной формы обе ноздри кистеперых рыб (передняя и задняя) передвинулись вниз, к краю челюсти (Ichthyostega, Megalocephalus), а после перемещения задней ноздри внутрь ротовой полости наружная ноздря вновь стала подниматься на дорсальную поверхность переднего конца головы (Colosteus, Palaeogyrinus и позднейшие формы). Причины такого перемещения обеих ноздрей не совсем понятны, и самый факт перемещения передней ноздри пока не доказан. Однако некоторые палеонтологические находки освещают, по-видимому, этот вопрос с другой, совершенно неожиданной стороны.

У точнее не определенных представителей кистеперых рыб Стеншио (E. Stensiö, 1932) описал целых три ноздри. Передняя из них лежит дорсально, как и у других кистеперых, а задняя, наружная ноздря занимает положение у края челюсти, как у Ichthyostega. Совершенно так же, как у Ichthyostega, рядом с задней наружной ноздрей лежит внутренняя ноздря (первичная хоана). Сравнение этой кистеперой рыбы с древнейшими стегоцефалами показывает, что у последних передняя ноздря кистеперых рыб редуцировалась, а задняя ноздря переместилась к краю челюсти и здесь, очевидно, разделилась на две — наружную и внутреннюю ноздрю. После этого наружная ноздря стала отодвигаться на спинную сторону головы и заняла место исчезнувшей передней ноздри рыб.

Таким образом, обе ноздри наземных позвоночных должны, по видимому, считаться продуктами разделения одной лишь задней ноздри костных рыб. Правильна эта гипотеза или нет, покажут дальнейшие находки палеонтологов. Однако несомненным остается факт перемещения внутрь ротовой полости ноздри, которая у рыб лежала снаружи, на боковой поверхности головы. Этот факт доказывается как палеонтологическими данными, так и данными сравнительной морфологии. Такое перемещение не могло не нарушить непрерывности подглазничного канала и не могло не изменить хода связанного с ним щечного нерва.

При перемещении задней ноздри вниз, к краю челюсти, субназальная часть подглазничного канала сначала сдвигалась, а затем и совсем прерывалась на месте этой ноздри. Хотя нерв, снабжающий этот канал и лежал несколько глубже под кожей, при перемещении ноздри он неизбежно ложился под нижним краем ноздри (или ее канала) и увлекался вместе с ее движением в область первичного нёба, так что стал охватывать хоанальный канал с медиальной (первично — нижней) стороны. Во время эмбрионального развития не только обонятельный мешок, но и его выходные каналы (ноздри) развивались на новом месте. Соответственно и нерв развивался в новом положении, медиально от обонятельного мешка, т. е. в глубине первичного нёба, на значительном расстоянии от эктодермы (рис. 7 и 8). Связь развивающегося нерва с эктодермой была прервана на протяжении обонятельного мешка. Поэтому и соответствующая плакода прекращала свой рост в том месте, где нерв уходил вглубь, чтобы обогнуть орган обоняния. Таким образом, канал, борозда или линия сейсмосенсорных органов не могли развиваться в области обонятельного мешка. Однако впереди от органа обоняния дистальная часть нерва вновь выходила на поверхность. Здесь щечный нерв сохранил первичную связь с эктодермой, и поэтому на переднем конце головы развивались и передняя часть инфраорбитальной плакоды, и соответствующий канал, борозда или линия сейсмосенсорных органов (премаксиллярная линия), которые могли образовать совершенно типичную переднюю комиссуру. Эта комиссура была лишена связи с подглазничной бороздой, но соединялась (как и вообще у рыб и стегоцефалов) с концами надглазничной борозды (рис. 14 и 15).

После обратного перемещения наружной ноздри на дорсальную сторону (что может быть прослежено у древнейших стегоцефалов в ряду: Ichthyostega, Megalocephalus, Colosteus, Palaeogyrinus и далее, субназальная поверхность головы вновь освободилась и стала доступной для развития борозд (или рядов) сейсмосенсорной системы. Это и произошло за счет вторичного разрастания подглазничной плакоды, а вместе с нею и ветви (или двух-трех ветвей) щечного нерва под эктодермой впереди от глаза. Таким образом, развилось новое, латеральное продолжение щечного нерва и новый, субназальный участок подглазничной борозды, который вторично соединяется с премаксиллярной бороздой (передней комиссурой) и восстанавливает ее непрерывность.

Эта, несколько сложная, но вполне понятная история подглазничной борозды кистеперых рыб (Osteolepida) и древнейших стегоцефалов оста-

вила совершенно ясный отпечаток на ходе развития, дифференцировке и иннервации инфраорбитальной линии сейсмосенсорных органов у низших хвостатых амфибий (Hynobiidae).

На рис. 17 и 18 изображены схемы, показывающие эти соотношения. Главный ствол щечного нерва иннервирует подглазничный ряд органов до слезного изгиба включительно. Впереди его связь с кожей прерывается, он круто поворачивает вглубь, огибает с медиальной стороны внутреннюю ноздрю и обонятельный мешок и выходит вновь на переднюю поверхность головы, где иннервирует премаксиллярный ряд органов. Таким образом, первичный ход подглазничной линии прерван на всем протяжении органа обоняния вследствие сдвига щечного нерва и утраты его связи с эктодермой в субназальной области. Однако одна или немногие ветви щечного нерва разрастаются в связи с эктодермой, т. е. вместе с ветвью подглазничной плакоды, вторично вперед. Вторичное развитие субназального ряда сейсмосенсорных органов приводит, таким образом, к восстановлению непрерывности всего подглазнично-челюстного ряда органов. Субназальная его часть развивается поэтому в связи со вторичными ответвлениями (*nb 2*) щечного нерва, в то время как основной его ствол огибает орган обоняния (рис. 17).

У аксолотля вторичное разрастание субназальной части инфраорбитального ряда еще далее вперед приводит к замещению первичной премаксиллярной линии и редукции соответствующей медиальной (предглазничной) части щечного нерва. В результате этого сложного процесса вторично восстанавливаются полная непрерывность инфраорбитальной линии сейсмосенсорных органов и единство ее иннервации основным стволом щечного нерва.

Литература

Быстров А. П., 1938. Dvinosaurus als neotenische Form der Stegocephalen, Acta Zool. Stockholm, 19.

Быстров А. П. и Ефремов И. А., 1940. Benthosuchus Sushkini Efr. — лабиринтодонт из эотриаса реки Шарженги, Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 10, вып. 1.

Шмальгаузен И. И., 1955. Распределение сейсмосенсорных органов у хвостатых амфибий, Зоол. журн., т. XXXIV, вып. 6.

Jarvik E., 1944. On the dermal bones, sensory canals and pitlines of the skull in Eustenopteron foordi etc., Stockholm. Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl., 21.

Säve Söderbergh G., 1932. Preliminary note on devonian Stegocephalians from East Greenland, Kobenhavn, Medd. om Gronland, 94. — 1933. The dermal bones of the head and the lateral line system in Osteolepis macrolepidotus etc., Nova Acta Reg. Soc. Sci. Ups., Upsala, Ser. 4, vol. 9.

Stensiö E. A., 1932. Triassic fishes from East Greenland etc., København, Medd. om Grønland, 83. — 1947. The sensory lines and dermal bones of the cheek in fishes and amphibians, Stockholm, Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl., 3. Ser., 24.

Watson D. M., 1926. The evolution and origin of the amphibia. Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B., 214.

ON THE SEISMOSENSORY SYSTEM OF URODELS IN CONNECTION WITH THE PROBLEM OF THE ORIGIN OF THE TETRAPODS

Acad. I. I. SCHMALHAUSEN

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR

Summary

The regular linear arrangement of seismosensory organs is still more primitive in the young Hynobius larvae (figs. 1—6) than that in Ranodon (Schmalhausen, 1955). In particular, the otic sensory line, and three transversal lines on the dorsal surface of the head are clearly exhibited in the

Hynobius (figs. 1, 4). The interruption of the infraorbital line beneath the nostril, and the isolation of the premaxillar part of this line are clearly exhibited (figs. 2, 3). This interruption is brought about by the peculiar development of the primordium (placode) of the infraorbital line, and of the nervus buccalis VII connected with this development. This primordium developing forward beneath eye, meets on its way the olfactory pit and grows only to the hind margin of this pit. The corresponding nerve separates itself from the ectoderm, turns inwards, and bends round the olfactory sac on the medial side (fig. 7). At the anterior end of the head nervus buccalis again forms connection with ectoderm and a separate placode is formed here, forward from the olfactory sac; the premaxillary row of lateral line organs differenciates in this placode (fig. 8). Thus, a rather large interruption of the infraorbital primordium and later that of the lines of the lateral line organs in the region of the olfactory organ arises due to the break of the connection between the nerve and the ectoderm. This interruption is later on, with the further development, filled in due to the forward expansion of the primordia in the subnasal region and to the simultaneous extension of one-three infraorbital branch of the nervus buccalis (figs. 9, 10). This particular development of the infraorbital line of the lateral organs in the lower Urodela (Hynobiidae) is explained by the history of the subnasal region of the head in the ancestral forms.

In Osteolepis (Crossopterygian), as well as in Dipterus and recent Dipnoi, the infraorbital canal is interrupted in the region of the olfactory sac, thus being unconnected with the anterior commissure (fig. 13). The infraorbital canal is just so interrupted at the hind margin of the nostril in primitive stegocephalians — Ichthyostega, Colosteus, *Megalocephalus*, Palaeogyrinus (figs. 14—16). This interruption is doubtless brought about by the downward migration of the posterior naris from the dorsal side of the head to the margin of the maxilla, and by the formation of the internal naris. This migration caught in the nervus buccalis, shifted together with the naris to the margin of the maxillae, and then inwards, to the region of the primary palate. Owing to this migration of the naris into the mouth cavity, the nerve bends round the internal naris and the olfactory organ from the medial side (fig. 17). Thus the particular course of the n. buccalis in Ranodon, Hynobius (figs. 8—10), as well as in Triton, and the isolation of the premaxillar line in primitive Urodeles are explained. The course of the nervus buccalis in Stegocephala was evidently the same [the presence of an «actual canal» in lacrymale in Palaeogyrinus, according to the description of D. Watson (1929), shows the forward extension of the nerve, although the lateral-line groove is interrupted on the lacrymale]. The further forward growth of the infraorbital line beneath the nostril brings about the secondary junction with the premaxillar line and the anterior commissure in Eusthenopteron, as well as in the majority of Labyrinthodonts. Thus, the continuity of the infraorbital line is reestablished. Such a secondary expansion brings about the new development of the sub-nasal part of the infraorbital row (figs. 17, 18), and the junction with the premaxillary line in the Urodeles (Hynobiidae). The premaxillary row is not formed at all in the axolotle (Amblystoma tigrinum). The medial continuation of the nervus buccalis is, accordingly, lacking too. The secondary forward growth of the infraorbital row is, however, clearly exhibited and brings about the development of new lateral line organs in the place of the previous premaxillary row (fig. 11). Thus, both the continuity of the infraorbital line and the entity of its innervation are completely reestablished.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVI 1957 ВЫП. 1

О ЗАДАЧАХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В ОБЛАСТИ ОРНИТОЛОГИИ

К. А. ЮДИН

Зоологический институт АН СССР

Обсуждение вопросов, что именно и с какой целью следует изучать сравнительно-морфологическим методом в той или иной специальной области зоологии, наталкивается в настоящее время с первых же шагов на весьма серьезное препятствие в виде неопределенности и многообразия точек зрения на общие задачи и направления дальнейшего развития сравнительной морфологии как особой науки.

Обойти это препятствие путем замалчивания не представляется возможным по двум причинам: во-первых, потому, что целесообразность и своевременность постановки той или иной частной задачи исследования определяется в конечном счете тем, способствует ли разрешение этой задачи достижению общей цели той науки, к которой принадлежит данная специальная область; во-вторых, потому, что любое специальное исследование должно иметь, помимо частной задачи, перспективу в виде общей цели той науки, в плане которой оно выполняется; в противном случае ему грозит опасность превратиться в самоцель.

Вместе с тем обсуждение всего того, что было высказано о задачах и путях развития сравнительно-морфологических исследований в ходе устных дискуссий и в печати, увело бы нас слишком далеко от основной темы настоящей статьи. По этой причине характеристика современного состояния сравнительной морфологии дается нами лишь в объеме, практически необходимом при установлении исходных положений для определения целей и направлений специальных исследований в области орнитологии.

Общеизвестно, что современная сравнительная морфология возникла вместе с теорией Дарвина как метод исследования процесса видообразования и сыграла в дальнейшем, как метод же, выдающуюся роль в борьбе за утверждение эволюционных идей в области биологии.

В эпоху своего расцвета сравнительная морфология обладала уже таким солидным количеством фактов и обобщений и имела столько заслуг, что по идейному содержанию оказалась стоящей неизмеримо выше, чем современная ей зоология, занимавшаяся тогда главным образом скрупулезными исследованиями в области формальной систематики и диагностики видов и разновидностей.

Указанное обстоятельство позволило сравнительной морфологии на известный период времени оторваться от проблемы видообразования, обособиться в качестве самостоятельной отрасли биологии и превратиться в науку, претендующую — не без основания — на титул «философии зоологии».

Вместе с тем определился и круг проблем, изучаемых сравнительной морфологией, в ее задачи вошли: исследования эволюции систем орга-

нов, разработка филогении высших таксономических групп, выяснение отношений между индивидуальным и филогенетическим развитием,— а конечной ее целью стало построение естественной системы животного мира. Что касается вида, то изучение его целиком перешло в руки зоологов-систематиков, которые, конечно, пользовались также сравнительно-морфологическим методом, но только в объеме, необходимом для целей диагностики.

Совершенно различными были и требования, которые выдвигались ходом исторического развития биологической науки по отношению к сравнительной морфологии, с одной стороны, и систематической зоологии — с другой: сравнительная морфология в течение длительного периода должна была давать все новые и новые факты и обобщения, подтверждающие объективное существование эволюционного процесса и вскрывать основные этапы развития животного мира. Систематическая же зоология в то же самое время едва справлялась со своей первоначальной задачей — классификацией непрерывно растущей массы вновь открываемых видов, а позже должна была проработать колоссальный фактический материал по внутривидовой изменчивости.

В конечном итоге в результате такого распределения проблем в сравнительной морфологии возникли два коренных противоречия: 1) несоответствие между объектом и конечной целью исследования и 2) несоответствие между возможностями сравнительно-морфологического метода и объемом разрабатываемых проблем.

Первое противоречие совершенно правильно подметил В. Г. Гептнер, указавший в предисловии к книге Э. Майра «Систематика и происхождение видов», что в период расцвета сравнительной морфологии проблема вида выпала из поля зрения эволюционистов и что сама сравнительная морфология превратилась из метода изучения эволюционного процесса в науку, исследующую его результаты, поскольку в центре ее внимания оказалась проблема филогении высших систематических групп. В общем создалось удивительное, на первый взгляд, положение: сравнительная морфология стала разрабатывать проблемы эволюции животного мира в открыве от проблемы происхождения видов. При этом в лучшем случае только подразумевалось, а в худшем — вообще было забыто, что все явления и процессы, с которыми имели дело морфологи, как-то: становление систематических групп высокого ранга, происхождение наземных позвоночных, возникновение и развитие черепа и вторичной полости тела, — и другие, аналогичные им, протекали не более как в результате видообразования.

Сущность второго из указанных выше противоречий сводится в конечном счете к тому, что ни одна из эволюционных проблем, когда-либо выдвигавшихся в области сравнительной морфологии, не могла быть удовлетворительно разработана сравнительно-морфологическим методом вследствие того, что все эти проблемы имели систематический, экологический и физиологический аспекты, а следовательно, были общебиологическими проблемами и могли успешно разрабатываться только путем применения комплексной методики.

Это противоречие прекрасно видел и осознал еще акад. А. Н. Северцов, в силу чего он и объединил исследования эволюции органов с изучением эволюции их функций; в этом заключается, между прочим, одна из его крупнейших заслуг.

Прямым следствием противоречия между возможностями метода и объемом задач явилось то, что большинство проблем, которыми занималась сравнительная морфология, довольно быстро исчерпывалось (конечно, фактически исчерпывались не проблемы, а возможности морфологического метода), вследствие чего значительно сужалась перспектива дальнейших исследований.

Параллельно с двумя рассматриваемыми противоречиями, а частью и

на почве их в сравнительной морфологии возник ряд допущений, обусловленных первоначально историческими причинами, а затем ставших традиционными. К такого рода допущениям относятся: подмена эволюции организмов эволюцией органов и их функций; решение вопросов филогении безотносительно к проблеме видообразования; разработка общебиологических проблем только морфологическим методом и, наконец, провозглашение сравнительной морфологии самостоятельной наукой, способной выдвигать и разрешать ей одной принадлежащие проблемы своим собственным методом.

Со всеми этими противоречиями и традициями сравнительная морфология могла существовать и развиваться до тех пор, пока к ней жизнь не предъявила новых требований. А что такие новые требования должны были возникнуть, не приходится сомневаться, так как в начале XX в., в результате значительного прогресса систематики и особенно генетики, стал неудержимо расти интерес к проблеме видообразования. Та же проблема выдвигалась одновременно и всем ходом развития практики животноводства и растениеводства. Вскоре она стала в центре всей биологической науки и продолжает занимать это место и до наших дней.

Теоретический и практический интерес к проблеме видообразования вскоре нашел свое отражение в ходе дальнейшего развития почти всех отраслей биологической науки, за исключением сравнительной морфологии, которая, вследствие своих противоречий, не замедливших обнаружиться, и традиций, оказалась беспомощной перед лицом вновь выдвинувшейся проблемы. В этом, конечно, нет ничего удивительного, если иметь в виду, что сравнительная морфология на протяжении почти всей ее истории занималась изучением результатов эволюционного процесса, притом не в деталях, а в общем плане и к тому же в отрыве от экологии и физиологии, не говоря уже о систематической зоологии, которая безжалостно и свысока третировалась «настоящими морфологами».

Сложная ситуация, возникшая в результате столкновения классической сравнительной морфологии с новыми требованиями жизни, усугубилась еще и тем, что в области традиционного круга проблем возможности морфологического метода близились к исчерпанию. Последнее, что этот метод мог дать, взял от него А. Н. Северцов, доведший разработку почти всех основных вопросов классической сравнительной морфологии до возможного предела и построивший на этой основе морфо-биологическую теорию эволюции и теорию филэмбриогенезов. По сравнению со своими предшественниками А. Н. Северцов сделал, несомненно, большой шаг вперед и продвинул сравнительно-морфологические исследования на более высокую ступень. Весьма характерно, однако, что сделать это ему удалось только потому, что он вышел за рамки классического сравнительно-морфологического метода, объединив исследования по эволюции формы органов с исследованиями эволюции их функций, т. е. практически применил для разработки эволюционных проблем не один, а два метода и более. Таким образом, А. Н. Северцов в значительной мере преодолел одно из двух коренных противоречий классической сравнительной морфологии. Но так как другие противоречия, а также традиционные допущения в общем остались в силе и продолжали действовать, то коренного сдвига в ориентации сравнительно-морфологических исследований не произошло.

В результате после недолгого вторичного расцвета, вызванного трудами А. Н. Северцова, сравнительная морфология снова оказалась в весьма затруднительном положении, перспективы ее стали быстро тускнеть, а интерес к ней угасать. Таким образом, современное неопределенное состояние сравнительной морфологии как особой науки в основном является результатом ее предыдущей истории. Кроме того, известную долю ответственности за то, что сравнительная морфология в нашей стране, при наличии и теоретических, и материальных предпосылок для ее развития, топчется на месте, несут ученики и продолжатели работ

А. Н. Северцова, не сумевшие усмотреть в трудах своего патрона то действительно новое и прогрессивное, что следовало развивать [1].

В том, что сказанное выше не есть голословное утверждение, легко убедиться, взявши на себя труд прочесть со вниманием наиболее зрелый из трудов А. Н. Северцова, а именно «Морфологические закономерности эволюции» (1949). В этой книге мы находим, во-первых (стр. 80), указание на то, что перед современным эволюционным учением стоят две основные проблемы: «1. Изучение хода эволюции и ее закономерностей и 2. Изучение п р и ч и н филогенетических изменений организмов» (иначе — проблема видообразования. — *К. Ю.*); во-вторых, о морфо-биологической теории эволюции и теории филэмбриогенезов там сказано (стр. 79): «С моей точки зрения, обе эти теории представляют собою необходимые предпосылки для к а у з а л ь н о г о исследования филогенеза» — и, наконец: «Многие биологи преимущественно заняты теориями, дающими каузальное объяснение происхождения животного мира... Ясно, однако, что все эти теории при отсутствии филогенетической базы могут оперировать одними абстрактными понятиями» (стр. 79). Нетрудно заметить, что в этих немногих фразах с предельной ясностью сказано, ч т ó д о л ж н о быть предметом морфологических исследований в течение современного нам этапа развития биологии. Если внимательно прочесть всю книгу, то легко найти ответ и на вопрос, каким путем идти к конечной цели, — путем синтеза методов, морфологического, экологического и физиологического.

Таким образом, нетрудно убедиться, что А. Н. Северцов не только прекрасно сознавал, что его исследования завершают очень большой этап развития сравнительной морфологии, но предусмотрел и то, в каком направлении и ради каких целей должны вестись исследования в будущем. Он же сделал в своих работах по эволюции низших позвоночных первые практические шаги в этом новом направлении, за что честь ему и хвала.

К сожалению, в пылу споров о том, был или не был А. Н. Северцов последователем Моргана, это важное обстоятельство было забыто, а напоминание о нем не привлекло ничьего внимания. Небесполезно подчеркнуть и то, что, наметив указанным выше образом задачи и направления дальнейших сравнительно-морфологических исследований, А. Н. Северцов, вероятно, сам не желая того, произнес приговор классической сравнительной морфологии как особой, стоящей над зоологией, науке, а вместе с ней — и специалистам, утверждающим ее самостоятельность.

Из всего сказанного вытекает, что для дальнейшего целеустремленного и успешного развития сравнительно-морфологических исследований необходимо прежде всего ориентировать их на разработку проблемы видообразования, т. е. осуществить то, чего уже давно требует жизнь: продолжать начатое А. Н. Северцовым комплексирование сравнительно-морфологического, экологического и физиологического методов. Для выполнения этих двух, в общем не таких уже трудных, условий требуются и некоторые предпосылки: придется расстаться с иллюзией, что сравнительная морфология является самостоятельной наукой, способной выдвигать и собственными силами успешно разрешать какие-то ей одной присущие проблемы и, кроме того, отказаться от тех исторически сложившихся допущений и традиций, о которых говорилось выше. В результате сравнительно-морфологические исследования получат достойное поле для своего дальнейшего развития, отчего наша биологическая наука только выиграет. Что же касается отживших традиций и иллюзий, то утрата их, кроме пользы, ничего не принесет.

---

[1] Эколого-морфологическое направление в изучении близких систематических групп, разрабатывающее вопросы видообразования и генеалогической систематики, развивается в Институте морфологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР [Б. С. Матвеев (1936, 1937, 1939, 1940, 1947, 1953, 1954), В. В. Васнецов, С. Г. Крыжановский и их ученики (Труды Института морфологии животных АН СССР, вып. 1, 1948—1949 гг., вып. 2 и 3, 1950, вып. 5, 1951 г., вып. 10, 1953 г.)]. *Редакция*

Возникает вопрос: почему сравнительно-морфологические исследования до сего времени не пошли по пути, который был намечен А. Н. Северцовым и на который их толкал весь ход развития биологической науки? Ответить на этот вопрос исчерпывающим образом, конечно, нельзя; сейчас можно лишь предполагать, что тому препятствовали многие причины, в особенности же привычка морфологов иметь дело с «космическими проблемами», рисовать картины эволюции в общем плане, широкими мазками, а быть может, и нежелание или неумение включаться в разработку проблемы видообразования, требующую скрупулезных исследований и всестороннего знания той группы организмов, в пределах которой ведется исследование. Последнее обстоятельство, видимо, имеет особую силу в связи с тем, что сравнительные анатомы классической школы, за редкими исключениями, пренебрежительно относились и относятся к систематической зоологии и, как правило, лишь в самых общих чертах ориентированы в вопросах экологии отдельных видов, без конкретного знания которой безнадежно пытаться что-либо понять в процессе видообразования.

В связи со сказанным следует отметить, что и по сей день довольно широко распространено мнение о том, что морфолог с одинаковым успехом может сегодня разрабатывать филогению, скажем, моллюсков, через несколько дней с еще бо́льшим блеском заняться изучением сумчатых млекопитающих или кожистых черепах, а затем решить какую-либо общую проблему на материале всех классов животного мира. Несоответствие подобного рода взглядов требованиям современной биологии вряд ли стоит доказывать, настолько оно очевидно.

Вероятно, вследствие того, что сравнительная морфология продолжает оставаться в стороне от разработки проблемы видообразования, а жизнь требует применения ее метода в этой области, вне связи с официальной морфологической наукой возникло новое, так называемое эколого-морфологическое направление исследований. Как нередко бывает в аналогичных случаях, это направление стало развиваться в различных разделах зоологии независимо, на основе исследований по систематике и экологии. В орнитологии, в частности, начало ему было положено статьей Е. В. Козловой о голубях (1946). Вслед за этой статьей вскоре появился ряд работ Б. К. Штегмана (камышовые овсянки, 1948; куриные и утки, 1950; пастушки, 1952; врановые, 1954), а также отдельные статьи Г. П. Дементьева (сокола, 1946), Т. Л. Бородулиной (крачки, 1950), Ю. М. Кафтановского (чистиковые, 1951), Л. П. Познанина (дятлы, 1949), А. М. Судиловской (журавли, 1949), М. А. Кузьминой (кеклик, улар, 1955), К. А. Юдина (сокола, 1950) и ряд других.

Несмотря на то, что перечисленные работы в общем далеки от совершенства, а в ряде случаев и фрагментарны, в них можно усмотреть два принципиально важных момента: 1) стремление поставить в центре исследования вид и организм и 2) попытку объединить экологический, функционально-анатомический и сравнительно-морфологический методы. Иными словами, в этих работах на практике в какой-то мере осуществляется то, о чем говорил А. Н. Северцов, намечая цели и пути дальнейших морфологических исследований, и то, что действительно необходимо для выведения этих исследований из застоя.

Таким образом, эколого-морфологические исследования не только подводят нас к проблеме морфологической специфики вида, но и указывают практические подступы к ее разработке. Что касается актуальности этой проблемы, то она вряд ли требует доказательства, так как достаточно ясно, что, не решив ее хотя бы в первом приближении, нет реальной возможности понять конкретные причины процесса видообразования и научиться управлять им. Одновременно эти работы дают возможность более конкретно подойти к определению задачи и методов будущих исследований.

Как ясно из предыдущего, объектами эколого-морфологических иссле-

дований должны быть организм и вид, а ближайшей целью — выяснение всех экологических и структурных особенностей, определяющих специфику вида, т. е. тех черт образа жизни и связанных с ними особенностей строения, которые возникли у данного вида в процессе его становления и обусловливают его качественные отличия от других родственных видов.

Огромность и крайнюю сложность этой задачи трудно переоценить, в особенности если принять во внимание, что она включает и исследования внутривидовых подразделений, но для нас сейчас важна не эта сторона задачи, а то, что практически намечаются пути к ее разрешению и что морфологический метод находит здесь достойное применение.

Естественно, что сейчас можно говорить о путях изучения морфо-биологической специфики вида только исходя из общих соображений и небольшого опыта эколого-морфологических исследований. Тем не менее, для практических целей этого пока вполне достаточно.

Общий ход этих исследований рисуется примерно в следующем виде.

В основе всего должны находиться данные по экологии изучаемых видов, от качества и полноты которых зависит все остальное. Строение организма рассматривается в свете этих данных и, следовательно, в связи с условиями жизни.

Морфологические исследования включают методы функциональной, биологической и сравнительной анатомии. Все исследование ведется на базе данных систематики и филогении. Любой из этапов исследования по мере надобности может быть углублен: экология связана с физиологией, морфология во всех ее формах — с микроскопической анатомией и гистологией; для проверки выводов может быть применен лабораторный эксперимент, хотя, вообще говоря, лучшим экспериментатором является природа. Намечающееся, таким образом, комплексирование будет способствовать дополнению слабых сторон одного метода сильными сторонами других.

Сейчас, конечно, было бы преждевременно стремиться во что бы то ни стало применить комплексный метод в полном его объеме. Объединение должно осуществляться в соответствии с требованиями практики исследований, по мере их расширения и углубления. При современном положении вещей с полным основанием можно говорить только о необходимости объединения методов сравнительной, биологической и функциональной морфологии на базе экологии и систематики. И если это удастся осуществить, то результаты не замедлят сказаться. Практически важен вопрос, как приступить к исследованию и что изучать. Начинать ли с подробного изучения какого-либо одного вида, брать ли несколько видов, приспособленных к сходным условиям существования, или остановиться на какой-либо группе близкородственных видов? Ответ на этот вопрос таков. При современном уровне развития эколого-морфологических исследований правильней всего, вероятно, брать за основу небольшую естественную группу или несколько близких видов птиц, по возможности различной специализации, и работать с ними. При этом исследование очень облегчит наличие конвергентных и особенно — параллельных форм, позволяющее проверить за пределами изучаемой группы правильность заключения о функциональном значении тех или иных анатомических конструкций. Однако увлечения приемом аналогизации допускать не следует, так как, идя по этому пути, легко скатиться до уровня заурядной биологической анатомии и присущих ей абстракций в виде жизненных форм и филогении функций. Исследование одного вида принципиально возможно, но практически осуществимо только до известного предела, за которым возникает необходимость сравнения его с родственными видами и параллельными формами. Что касается нескольких неродственных видов, приспособленных к сходным условиям существования, то изучение их наименее перспективно и имеет только подсобное значение для решения частных вопросов, возникающих при разработке естественной группы.

Работа должна начинаться в поле, после предварительного ознакомления с литературой по данной группе. В поле же станет ясно, на что в первую очередь необходимо обратить внимание при анатомических исследованиях. В дальнейшем не раз еще придется возвратиться к полевым наблюдениям, так как в процессе обработки материала возникает масса вопросов самого неожиданного порядка, требующих дополнительных или даже специальных наблюдений. Таким образом, в практике эколого-морфологических исследований полевые работы придают направленность анатомическим изысканиям, а последние выдвигают новые задачи и цели наблюдений.

Из всего сейчас сказанного не следует делать чрезмерно оптимистического заключения, что вопрос о судьбе морфологических исследований решился сам собой, что путь их дальнейшего развития нашелся и теперь остается только шествовать по этому пути, пожиная лавры.

К сожалению, дело обстоит далеко не так блестяще. Некий сдвиг действительно произошел, но с первых же шагов по пути эколого-морфологических исследований приходится убеждаться, что впереди открывается не радужная перспектива, а огромная масса черновой, очень кропотливой работы. Оказывается, что дальнейший прогресс в этом направлении возможен при условии, если наши знания биологии отдельных видов возрастут во много раз; при современном же уровне можно рассчитывать только на временный успех. Поэтому первейшей задачей сейчас является тщательное и разностороннее изучение образа жизни отдельных видов.

Не вдаваясь в перечисление массы вопросов, которые, несомненно, возникнут по ходу этой работы, сейчас следует только указать, что центрами, вокруг которых они будут группироваться, являются:

1) процесс отыскивания и добывания пищи,

2) процесс движения во всем его многообразии, включая хождение, бег, полет, плавание, ныряние, лазание и т. д., и

3) процессы размножения и индивидуального развития. При всех этих наблюдениях важно прежде всего выяснить значение (действие) тех особенностей строения, которые характеризуют вид или естественную группу видов.

Подобного рода данные редки как в отечественной, так и в иностранной литературе: хотя, несомненно, некоторые орнитологи, много работавшие в поле, знают немало всевозможных подробностей из жизни птиц, частью очень важных, но у нас такие наблюдения считаются «мелочами», а изложение их в печати нередко называется «беллетристикой». Вследствие пренебрежения к этим наблюдениям экологию птиц мы знаем в значительной мере формально, «по анкетным данным», по кривым и диаграммам, в общем объемистым, но не дающим необходимых деталей, из-за чего картина жизни птиц сильно обедняется. Чтобы избежать подобного промаха в будущем, следует иметь в виду, что детальными наблюдениями выявляются не «мелочи», а необходимые факты, совокупность которых обеспечит в конце концов возможность понять биологическую специфику вида, без знания которой вряд ли стоит говорить серьезно об управлении видообразованием. Естественно, что трудами немногих специалистов достаточное количество таких данных не собрать — здесь необходимо сотрудничество самых широких кругов орнитологов.

Не меньшая черновая работа предвидится и по линии морфологических исследований. Здесь вопрос упирается прежде всего в материал. По вековой традиции основным материалом для орнитологов являются набитые шкурки птиц, количество которых в наших музеях в общем довольно велико. Однако для эколого-морфологических исследований шкурки дают очень немного — для этих работ необходимы полные экземпляры, фиксированные в жидкостях, препараты птенцов и эмбрионов, а также скелеты. Кроме того, для работы обязателен свежий материал. Дело осложняется еще и тем, что материал должен быть не только разнообразным,

но и массовым, так как по ходу исследования одним из первых возникает вопрос о размахе индивидуальной и возрастной изменчивости, а также половом диморфизме, удовлетворительно ответить на который без обработки хороших серий экземпляров нельзя.

В настоящее время, занимаясь эколого-морфологическими исследованиями, приходится уделять слишком много времени именно сбору анатомического материала, что идет явно в ущерб экологической части работы. Поэтому, чтобы облегчить и сделать более рациональным труд в дальнейшем, уже сейчас необходимо начать в широких масштабах сбор скелетов, фиксированных экземпляров и т. д. хотя бы в нескольких центральных музеях нашей страны. Необходимо добиться такого положения, чтобы в этих музеях коллекции фиксированных птиц были на том же уровне, что и собрания шкурок и чучел. Естественно, что такая задача выполнима только при условии участия самых широких кругов орнитологов – силами немногих лиц, занимающихся сейчас эколого-морфологическими исследованиями, осуществить ее просто немыслимо. На первое время было бы уже большим достижением, если бы удалось спасти от гибели тот материал, который добывается ради исследования содержимого желудков, с целью сбора паразитов и т. д. О том, что масса такого материала гибнет, все знают очень хорошо. Поэтому нет необходимости приводить много примеров. Стоит, пожалуй, упомянуть только один.

Как известно, в последние годы у нас для специальных целей в ряде заповедников проводился отстрел чаек, в том числе было отстрелено значительное количество Larus melanocephalus. Трупы этих птиц, очень мало поврежденные, были выброшены. Между тем, ни в ленинградском, ни в московском зоологических музеях нет не только скелетов и полных экземпляров этих чаек, но даже набитых шкурок имеются только единицы.

Немало придется потрудиться и в части разработки техники исследования. Очевидно, что, помимо обычной методики полевых наблюдений, понадобится и ряд специальных технических приемов: рапидная киносъемка, фотографирование при помощи электронных осветителей, съемка в инфракрасных лучах и многое другое. В отношении анатомических работ уже сейчас можно сказать, что они потребуют выработки более или менее стандартной системы количественных показателей, а вместе с тем и применения математического метода обработки материала.

В заключение уместно спросить: что же будет достигнуто в результате этих усилий?

Если в конечном итоге нам удастся, хотя бы в первом приближении, понять специфику видов птиц нашей фауны, то это будет означать колоссальный шаг вперед буквально во всех разделах орнитологии. В области систематики появится реальная база для понимания истории становления естественных групп в виде конкретного процесса приспособления к условиям среды, а вместе с тем станут более доступными для изучения и причины, приводящие этот процесс в движение. Прогресс систематики окажет, несомненно, благотворное воздействие и на диагностику, без которой также не обойтись. Для синэкологии знание морфо-биологической специфики видов послужит прочной гарантией того, что устанавливаемые ею связи являются действительно причинными связями, а не случайными совпадениями двух или нескольких процессов. Для орнитогеографии будет чрезвычайно существенно иметь данные о конкретной истории тех групп птиц, представители которых входят в состав фауны той или иной территории. Кроме того, откроется возможность вскрыть современные причины, определяющие присутствие или отсутствие данного вида в фауне изучаемой территории.

Наконец, знание морфо-биологической специфики видов крайне необходимо и с чисто хозяйственной точки зрения, ибо, опираясь на них, можно практически воздействовать на фауну, способствуя процветанию полезных и снижению численности вредных птиц.

Литература

Бордулина Т. Л., 1950. Полет и некоторые особенности летных органов крачек. ДАН СССР, т. LXXI, № 5. — 1950. Роль питания в формировании морфо-экологических особенностей крачек, там же, т. LXXI, № 6.
Дементьев Г. П., 1946. К функционально-морфологической характеристике соколов. Бюлл. МОИП, Отд. биол., Новая серия, т. 51, вып. 1.
Кафтановский Ю. М., 1951. Чистиковые птицы Восточной Атлантики, изд. МОИП, М.
Козлова Е. В., 1946. Связь между образом жизни птиц и направлением развития их летательного аппарата, Изв. АН СССР, серия биол., № 4.
Познанин Л. П., 1949. Экологическая морфология птиц, приспособленных к древесному образу жизни, Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, т. 3, вып. 2.
Северцов А. Н., 1949. Морфологические закономерности эволюции, М.—Л.
Судиловская А. М., 1949. Адаптивные особенности строения клюва журавлей в связи с их образом жизни, ДАН СССР, т. LXVIII, № 2.
Штегман Б. К., 1948. О функциональном значении подвидовых признаков у тростниковой овсянки (Emberiza schoeniclus L.), Зоол. журн., т. XXVII, вып. 3. — 1950. Исследование о полете птиц, Сб. памяти акад. П. П. Сушкина, Изд-во АН СССР. — 1952. О лётных способностях пастушковых птиц, Зоол. журн., т. XXXI, вып. 5.— 1954. Особенности лётных качеств вороновых птиц, там же, т. XXXIII, вып. 3.
Юдин К. А., 1950. Морфологические адаптации сем. Falconidae, Сб. памяти акад. П. П. Сушкина, Изд-во АН СССР.

ON THE PROBLEMS OF MORPHOLOGICAL STUDIES IN THE BRANCH OF ORNITHOLOGY

K. A. YUDIN

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR

Summary

The present state and problems of comparative morphology as a special science are discussed in this paper, and concrete aims and lines of comparative morphological studies in the branch of ornithology are proposed on this base.

The author considers the following circumstances as the cause of the deadlock in the development of comparative morphology: 1) historically formed loss of contact between this science and the studies of the process of speciation; 2) discrepancy between the possible results of the comparative morphological method and the volume of problems worked out with the application of this method.

Besides, certain admissions and traditions check the further successive development of morphological studies. The following examples illustrating this statement may be mentioned: solution of problems of phylogeny irrespective of the process of speciation; substitution of the evolution of the organisms by the phylogeny of their organs and the solution of evolutionary problems with the application of the method of comparative morphology.

The author regards as a way out of this puzzling situation the re-orientation of the comparative morphological studies to the problem of speciation and the combination of different methods of comparative morphology, ecology and physiology on the base of systematics.

On the base of this general statement and of the analysis of the works pertaining to the so-called ecological morphological trend, the author thinks the elucidation of the morpho-biological characters of different species (i. e. the mode of life features and of the structure peculiarity connected with the mode of life, which determine the qualitative singularity of each given species) to be the principal task of morphological studies in the branch of ornithology.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVI 1957 ВЫП. 1

СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ СТРОЕНИЯ НОСОВОЙ ПОЛОСТИ У НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ОТРЯДА НАСЕКОМОЯДНЫХ

Л. В. ГАНЕШИНА, Н. Н. ВОРОНЦОВ, В. И. ЧАБОВСКИЙ

**Кафедра зоологии и сравнительной анатомии позвоночных
Московского государственного университета
им. М. В. Ломоносова**

ВВЕДЕНИЕ

В последнее время уделялось большое внимание изучению роли рецепторов у мышевидных грызунов при разыскивании пищи. Этому вопросу было посвящено много работ, как экологических, так и экспериментальных. Тем не менее существуют некоторые разногласия в понимании роли органов обоняния и зрения в акте питания, в процессе отыскивания пищи. Вполне понятно, что вопрос о рецепторной деятельности грызунов имеет не только теоретический, но и практический интерес — при проведении борьбы с ними методом отравленных приманок.

Все это и нашло свое отражение в той дискуссии, которая развернулась на страницах «Зоологического журнала». Большой ошибкой было бы считать, что только один какой-либо из анализаторов имеет значение при поисках пищи. Несомненно, что в процессе пищедобывательной деятельности имеют значение все анализаторы — обоняние, зрение, слух, осязание, что все они участвуют в общей ориентировке животного в окружающей среде и степень их развития всецело зависит от местообитания животных, суточной активности и крайне разнообразной пищи (Калабухов, 1952). Совершенно справедливо А. Д. Слоним (1954) обращает внимание на «изучение особенностей функционирования анализаторов грызунов в их взаимодействии и особенностей функционирования каждого анализатора в зависимости от особенностей существования животных в природе».

Характер питания, состав пищи, распределение ее в природе и являются ведущими факторами, обусловливающими степень развития того или иного анализатора. Сравнительно-морфологическое изучение органов обоняния мышей и полевок (Ганешина и Гуртовой, 1953) показало, что у мышей-стенофагов орган обоняния развит в значительно большей степени, чем у полевок-эврифагов. Большее же развитие формы говорит о большей его функции, что, несомненно, связано с экологией и особенно с характером питания. Изучение этих вопросов в их взаимосвязи и является методом эколого-морфологического исследования близких систематических групп, но разных биологических типов (Матвеев, 1951).

В этом направлении проводилась нами данная работа по изучению строения носовой полости у некоторых представителей отряда насекомоядных, которые имеют чрезвычайно большой интерес, во-первых, как древняя группа наиболее примитивных представителей плацентарных млекопитающих, во-вторых, тем, что для его представителей характерны резкие различия в биологии. В составе этого отряда имеются наземные формы, водные, норные и т. д.

Объектами нашего исследования были пять видов из отряда насекомоядных: 1) еж обыкновенный (Erinaceus europaeus L.), 2) крот обыкновенный (Talpa europaea L.), 3) выхухоль (Desmana moschata L.), 4) бурозубка обыкновенная (Sorex araneus L.), 5) белозубка малая (Crocidura suaveolens Pall.) — и один представитель из отряда грызунов — желтогорлая мышь (Apodemus flavicollis Melch.).

Для того чтобы понять особенности морфологического строения носовой полости у изучаемых нами объектов, необходимо в какой-то мере знать их образ жизни, характер питания, состав пищи и способы ее добывания. Поэтому прежде чем переходить к конкретному описанию строения их носовой полости, необходимо дать очень краткую экологическую характеристику этих видов, используя литературные данные.

К сожалению, их экология изучена слабо. Сведения по некоторым группам часто отрывочны, иногда противоречивы, несмотря на то, что многие представители этого отряда являются важными в сельскохозяйственном и промысловом отношении.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НАСЕКОМОЯДНЫХ

Еж обыкновенный. Пищей ежу служат насекомые, черви, лягушки, ящерицы, гнездящиеся на земле птицы, их яйца, грызуны и т. д. По исследованиям С. А. Шиловой-Крассовой (1952) в Бузулукском бору, в весенние и летние месяцы основную пищу ежей составляют насекомые. Растения потребляются ежом редко и являются случайным питанием. В поисках пищи еж раскапывает подстилку и верхний слой почвы.

Крот обыкновенный. Крот ведет исключительно подземный образ жизни и питается теми беспозвоночными, которых встречает в своих охотничьих ходах. Но основным видом пищи крота являются земляные черви. Как указывает А. П. Кузякин (1935), в районе тульских лесов крот питается исключительно земляными червями, а остальные виды животной пищи (по данным анализа желудков) встречаются редко, в небольшом количестве, т. е. поедаются кротом совершенно случайно.

Что касается вопроса о том, питается ли крот растительной пищей, то С. С. Фолитарек (1932) отмечает, что растительные остатки — тонкие корешки, кусочки травы, древесины, хвои и т. п., — встречаемые в желудках исследуемых зверьков, захватываются кротом случайно, вместе с пищей.

По данным исследования К. А. Спиридоновой (1949), пищеварительный аппарат крота высоко организован, с мощной моторно-эвакуаторной функцией, приспособленной для переваривания и усвоения исключительно животной пищи. Из органов чувств у крота развиты обоняние и слух. Осязание развито слабо, а глаза редуцированы и скрыты под кожей (Огнев, 1928).

Выхухоль. Выхухоль отыскивает пищу, бегая по дну водоема и ощупывая все окружающие предметы хоботком. Пищей ей служат моллюски, пиявки, мелкая рыба, ее икра, лягушки и т. д. Кроме того, в желудках выхухоли встречается растительная масса.

По данным А. А. Парамонова (1928), в осенний период главную часть пищевой массы у выхухоли составляли растительные остатки. Автор отмечает чрезвычайно большую длину кишечника (до 3,2 м), что характерно для травоядных животных.

Бурозубка обыкновенная. Пищей обыкновенной бурозубке служат все животные, которых зверек может осилить, начиная с мелких насекомых и кончая взрослыми полевками. Имеются излюбленные виды корма, установленные в опытах, при содержании зверьков в неволе, но разные авторы расходятся в своих выводах. Н. В. Тупикова (1949) считает, что излюбленным кормом бурозубки являются прямокрылые и детеныши полевок. Клопы, имеющие резкий запах, также охотно поедаются зверьками. И. В. Зильбермниц (1950) и Н. П. Лавров (1943) утверждают, что основную часть пищи бурозубок составляют насекомые — преимущественно жуки, — земляные черви, различные личинки. насекомых, имеющих резкий запах (клопы, некоторые жужелицы) зверьки не едят. Кроме животного корма, бурозубки охотно поедают растительный корм. Это подтверждается работами Н. В. Тупиковой (1949), С. С. Фолитарека (1940) и А. Н. Формозова (1948). Чаще всего в литературе упоминается о поедании бурозубками еловых семян, зерен ржи, овса. А. Н. Формозов (1948) наблюдал случаи поедания семян березы на месте кормежек.

Дэнель (A. Dehnel, 1952) ставил опыты по размножению бурозубок в лабораторных условиях. Автор показал, что в пищу бурозубок необходимо добавлять малокалорийную растительную массу.

Таким образом, можно считать вполне доказанным, что растения являются обязательным компонентом в пищевом рационе бурозубок.

И. В. Зильбермниц (1950) и Н. В. Тупикова (1949) утверждают, что бурозубки отыскивают добычу, руководствуясь главным образом осязанием. Опыты Н. В. Тупиковой (1949) показали, что обоняние у землероек развито слабо.

Данных по биологии малой белозубки очень мало. Этот вид изучен слабо, сведения по его экологии отрывочны. Пищей белозубкам служат насекомые, их личинки и черви. Растительный корм, как установлено Н. В. Тупиковой (1949), они поедают неохотно и только при недостатке животного корма. Н. В. Тупикова отме-

чает, что обоняние у белозубок развито значительно лучше, чем у бурозубок, так как белозубки не только хватают добычу, наткнувшись на нее, но и охотятся за ней.

На основании очень краткого анализа питания некоторых представителей отряда насекомоядных все же видно, что по этому признаку они разделяются на две группы. Одни из них — ежи, кроты и белозубки — потребляют исключительно животную пищу. К другой группе относятся бурозубки и выхухоль, в рацион которых входят и растения.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Изучение строения носовой полости проводилось на сагиттальных распилах черепов ежа, крота, выхухоли, белозубки и бурозубки, на декальцинированной голове крота и на поперечных срезах через носовую полость ежа, крота и белозубки. Сагиттальные распилы были сделаны зубоврачебной пилой. Рисунки выполнены под эпидиоскопом, что гарантирует их точность. Поперечные срезы через носовую полость были сделаны на микротоме. Головы зверьков были фиксированы 10%-ным формалином и декальцинированы. Ядра окрашивались борным кармином тотально, срезы — по Маллори. Наиболее характерные срезы с правой половины головы зарисованы при помощи рисовального аппарата Винкеля и сведены в рис. 2. Изображения срезов из соответствующих областей расположены на рисунке друг под другом.

На всех рисунках и в тексте применяются следующие обозначения: носовая раковина (nasoturbinale) — *nt*, челюстная раковина (maxilloturbinale) — *mxt*. Внутренние обонятельные раковины обозначаются по порядку римскими (*I*, *II*, *III*, *IV*), а наружные — арабскими (*1*, *2*, *3*, *4*) цифрами.

Сравнение степени развития органов обоняния у отдельных представителей насекомоядных проводилось путем промеров проекций сагиттальных распилов черепов планиметром. Полученные результаты сведены в таблицу.

Рассмотрение строения раковин носовой полости крота удобнее начать с описания поперечных срезов, так как они дают наиболее ясное представление о взаимоотношении между отдельными раковинами и окружающими их костями черепа. Общее строение раковин носовой полости, видимое на сагиттальном разрезе черепа, описано ниже, перед обзором морфологической литературы.

На рисунках, сделанных с поперечных и сагиттальных срезов носовой полости крота, приводим обозначения раковин по Паулли (S. Paulli, 1900). Поэтому эти обозначения не будут полностью совпадать с теми, которые приведены на рис. 1.

КРИТИЧЕСКИЙ РАЗБОР ВОПРОСА О ТЕРМИНОЛОГИИ РАКОВИН НОСОВОЙ ПОЛОСТИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Обзор морфологической литературы

Особенностям строения носовой полости у млекопитающих посвящено большое количество исследований, преимущественно старых авторов. Однако о происхождении и количестве обонятельных раковин в литературе имеются разноречивые мнения. Это очень затрудняло описание строения органов обоняния у исследуемых нами объектов. Кроме того, при внимательном изучении строения органов обоняния у грызунов и насекомоядных видно, что количество обонятельных раковин отличается от приводимых в современной литературе данных относительно их числа.

Поэтому прежде чем переходить к литературному обзору, следует рассмотреть строение носовой полости млекопитающих и ознакомиться с терминологией отдельных раковин, принятой в современной литературе.

Для описания нами взят череп крота обыкновенного (Talpa europaea L.). Большинство раковин, расположенных в носовой полости крота, видно на сагиттальном разрезе головы после удаления межносовой перегородки. С крыши носовой полости свешивается длинная раковина, которая впереди связана с носовой костью, а сзади — с решетчатой. Это носовая раковина (рис. 1, *nt*). В передней части дна носовой полости располагается челюстная раковина (рис. 1, *mxt*), связанная с челюстной костью. У многих млекопитающих она велика и имеет сложное строение. Обе эти раковины (кроме задней части носовой раковины) покрыты слизистым или мерцательным эпителием и образуют своеобразный обогревательно-фильтрационный аппарат.

В задней части носовой полости располагаются обонятельные раковины. Они покрыты обонятельным эпителием и всегда связаны с решетчатой костью, через которую проходят ветви обонятельного нерва. У крота их четыре (рис. 1). Эти обонятельные раковины называются внутренними (endoturbinalia); латерально от них рас-

полагается еще ряд наружных обонятельных раковин (ectoturbinalia). На сагиттальном разрезе они не видны, так как прикрыты внутренними обонятельными раковинами.

Одно из разногласий, существующих во мнениях разных авторов, относится к строению I и II обонятельных раковин. Дело в том, что обе эти раковины сзади сливаются вместе и общей ножкой отходят от решетчатой кости. Таким образом, правильнее считать, что имеется одна раковина, которая состоит из двух обонятельных валиков, отделенных друг от друга глубокой бороздой. На сагиттальном разрезе черепа слияние обоих валиков в одну ножку не заметно, и действительно создается впечатление, что имеется не одна, а две отдельные обонятельные раковины.

Ряд авторов — Цуккеркандль (E. Zuckerkandl, 1887), Михалкович (V. Mihalkovics, 1898), Маттес (E. Matthes, 1934), Г. Х. Карпилов (1940), Т. В. Сахарова (1947) и др. — принимают оба валика одной раковины за две отдельные раковины.

Из известных нам авторов Паулли (1900) впервые показал, что эта раковина состоит из двух обонятельных валиков. Это отчетливо видно на поперечном срезе

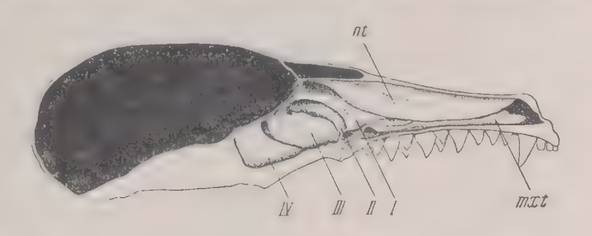


Рис. 1. Сагиттальный разрез через череп крота

nt — носовая раковина, *mxt* — челюстная раковина, *I* — I внутренняя обонятельная раковина, *II* — II внутренняя обонятельная раковина, *III* — III внутренняя обонятельная раковина, *IV* — IV внутренняя обонятельная раковина

(S. Paulli, 1900, ч. III, рис. 1) через обонятельную область ежа и на схематическом рисунке, иллюстрирующем типичное строение обонятельных раковин у млекопитающих (там же, рис. 10).

Другое разногласие, имеющееся в литературе, касается понимания строения «носовой раковины» (nasoturbinale). Многие авторы, как Цуккеркандль (1887), Михалкович (1898), Паулли (1900), Петер (K. Peter, 1902), Шонеманн (A. Schönemann, 1901), считали, что носовая раковина состоит из двух частей. Передняя часть отходит от носовой кости, покрыта реснитчатым эпителием и сзади прирастает к боковой стенке носовой полости. Задняя часть носовой раковины связана с лобной костью и задним концом прирастает к решетчатой кости. Эта часть носовой раковины покрыта обонятельным эпителием. Цуккеркандль (1887) всю эту раковину принимает за I обонятельную, передняя часть которой утратила обонятельный эпителий и превратилась в дыхательную. На некоторых рисунках с продольных распилов черепов граница между двумя частями этой раковины видна очень ясно (сурок — E. Zuckerkandl, 1887, рис. 20, табл. V, заяц — там же, рис. 22). Таким образом, автор считает, что у грызунов и насекомоядных имеется пять внутренних обонятельных раковин.

Михалкович (1898) в подсчете обонятельных раковин придерживается точки зрения Цуккеркандля, принимая, что у большинства млекопитающих, и в частности у насекомоядных, имеется пять внутренних обонятельных раковин, и считая носовую за I обонятельную раковину. Однако на рисунках этот автор везде обозначает I обонятельную раковину как носовую (*nt*), а счет обонятельных раковин начинает с цифры 2.

Паулли (1900) в своей монографии очень подробно разбирает строение носовой полости и, кроме продольных распилов черепов, рассматривает также поперечные срезы. Автор очень четко описывает строение носовой раковины, состоящей из двух частей. Переднюю часть он обозначает как носовую раковину (*nt*), заднюю — как I внутреннюю обонятельную раковину [S. Paulli, 1900, ч. III, рис. 1(22)]. Итак, Паулли считает, что у грызунов и насекомоядных имеется четыре внутренние обонятельные раковины с пятью обонятельными валиками (с учетом, что II внутренняя обонятельная раковина состоит из двух обонятельных валиков, для верхнего валика автор применяет обозначение II^1, для нижнего — II^2).

Шонеманн (1901) провел исследование по развитию раковин носовой полости. Материалом ему служили серии эмбрионов кролика и кошки. Изучив ранние стадии развития эмбрионов, автор доказал, что первая закладка обонятельных раковин имеет вид пирамидообразного образования, которое он назвал basoturbinale. Оно отходит от боковой стенки носовой полости, передний его конец обращен к носовой полости, внутренняя сторона идет параллельно стенке носовой перегородки, а основание пирамиды сзади входит в основание черепа скошенной поверхностью. Впереди лежащая борозда (Fissura ethmoidalis lateralis) разделяет носовую полость на переднее и заднее поле. Заднее — это basoturbinale, переднее — nasoturbinale (A. Schönemann, 1901, т. VII, рис. 1в). Следовательно, на ранних стадиях развития видно, что собственно носовая раковина развивается самостоятельно и не занимает всей длины носовой полости.

Несколько позднее Петер (1902), учитывая те разногласия, которые имелись в литературе по вопросу о происхождении и обозначении раковин носовой полости, провел исследование по развитию раковин у кролика и человека. Относительно инте-

ресующего нас вопроса — о происхождении и развитии носовой раковины — Петер пишет следующее: «Носовая раковина начинается позади наружных отверстий и идет косо вниз до середины боковой стенки; далее назад она повышается, вливаясь в Fissura ethmoidalis lateralis. Она свешивается с дорсальной стенки и тупым концом вклинена между челюстной и I обонятельной раковинами. Если отодвинуть или отрезать свободный конец I обонятельной раковины, то видно, что расширенный задний конец носовой раковины сходит на нет на боковой стенке носовой полости (рис. 3в, табл. XVIII), так что край прирастания имеет полукружную линию (*P. S.*). Максиллярный синус (Sinus maxillaris), который развивается позднее, распространяется в носовую раковину. Ее верхняя часть проходит вдоль Fissura ethmoidalis lateralis как продолжение носовой раковины, ее нисходящая часть образует вентральный отросток этой раковины. Поэтому весь участок можно назвать носовой раковиной, а нисходящую ножку — крючковидным отростком (Processus incinatus)». Исходя из этого, автор делает вывод, что название «носовая раковина» следует относить только к передней части этой раковины, но, так как обе части в дальнейшем неразличимы, этот термин («носовая раковина») можно употреблять для их общего обозначения, помня, однако, об их двойном происхождении.

Итак, Петер (1902) за носовую раковину принимает носовую раковину вместе с верхней частью полулунной складки, но при этом признает, что сама носовая раковина заканчивается на полулунной складке. Дальнейшего развития полулунной складки автор не прослеживает. [Нужно сказать, что этот отдел многими авторами и принимается за I обонятельную раковину (E. Zuckerkandl, 1887; V. Mihalkovics, 1898; S. Paulli, 1900)].

На основании исследованного материала автор сравнивает полученные данные с данными предыдущих исследователей и приводит таблицу гомологии раковин носовой полости:

1. Челюстная раковина = челюстная раковина.
2. I обонятельная раковина ⇄ носовая раковина = носовая раковина + верхняя часть полулунной складки.
3. Крючковидный отросток = нижняя часть полулунной складки.
4. Обонятельная раковина II = I обонятельная раковина.
 » » III
5. Обонятельная раковина IV = II обонятельная раковина.
6. Обонятельная раковина V = III обонятельная раковина.

Во всех последующих работах за этим сложным образованием утвердилось название «носовая раковина» (*nt*).

Плате (L. Plate, 1924) принимает за носовую раковину не только часть, связанную с носовой костью, но и ее задний отдел, приросший к решетчатой кости и покрытый обонятельным эпителием. Однако, перечисляя обонятельные раковины у конкретных животных, автор не имеет определенного суждения об их количестве и в каждом случае свое описание начинает с условия: «если носовую раковину отнести к обонятельным...». Кроме того, он приводит в тексте схематические рисунки поперечных срезов через носовую полость млекопитающих из работы Паули (1900, рис. 10), который принимал задний отдел носовой раковины за I обонятельную раковину.

Вебер (M. Weber, 1927) считает, что I обонятельная раковина занимает особое положение среди других, так как только задний конец ее связан с решетчатой костью, передний же — с носовой. На этом основании автор называет ее носовой раковиной (*nt*). Интересно отметить, что при описании строения носовой полости млекопитающих Вебер приводит рисунок сагиттального распила черепа морской свинки (Hydrochoerus capybara), на котором отчетливо видна граница между двумя отделами носовой раковины (M. Weber, 1927, рис. 64).

Маттес (1934) за носовую принимает всю раковину, которая тянется от переднего конца носовой полости через всю обонятельную область и кончается на решетчатой кости. Хотя этот задний отрезок и покрыт обонятельным эпителием, автор не считает его I обонятельной раковиной, мотивируя это эмбриологическими исследованиями Петера (1902).

Эта точка зрения вошла в современную морфологическую литературу. У Г. Х. Карпилова (1940) и Т. В. Сахаровой (1947) под названием «носовая раковина» (*nt*) подразумевается не только костная пластинка, свешивающаяся с носовой кости, но и прилегающая к ней сзади часть, связанная с лобной и решетчатой костями и покрытая обонятельным эпителием.

Ввиду разноречий во мнении отдельных авторов по вопросу о количестве и особенностях строения раковин носовой полости нам необходимо было прежде всего убедиться на собственном материале в правильности того или иного суждения. Для этой цели прежде всего нами было изучено наиболее полно строение раковин носовой полости у крота, описание которых мы приводим здесь без сравнения с остальными объектами. В дальнейшем мы используем их при описании строения раковин носовой полости у остальных изучаемых видов отряда насекомоядных.

Исследование собственного материала на примере крота

Описание поперечных срезов носовой полости

На рис. 2 (*Б, а* и *б*) изображены поперечные срезы из передней части носовой полости крота. Носовая раковина (*nt*) в виде слегка изогнутой пластинки свешивается со свода носовой полости. Челюстная раковина (*mxt*) прикрепляется к челюстной кости и имеет двурогую форму; «рога» ее завиты в форме улитки. Обе эти раковины покрыты слизистым и мерцательным эпителием, стенки же межносовой перегородки — обонятельным.

На рис. 2, *Б, в* и *г* видно, что челюстная кость сильно утолщилась и образовала выступ в носовую полость. В выступе появляется полость — максиллярный синус (sinus maxillaris) (рис. 3, *S. max.*). Носовая раковина прирастает к этому выступу (рис. 2, *Б, В* и рис. 3, *nt*). Челюстная раковина упрощается до Т-образной формы и вскоре исчезает совсем.

Межносовая перегородка и свод носовой полости покрыты обонятельным эпителием, нижний же край выступа челюстной кости — многослойным реснитчатым эпителием (рис. 3, *ep*).

Под выступом лежит образование в виде подковы — это верхний валик II внутренней обонятельной раковины (рис. 3, *II*[1]).

На следующих срезах видно, что полость максиллярного синуса увеличивается и на ее наружной стенке появляются две наружные обонятельные раковины (рис. 2, *Б* и рис. 6, *1* и *2*). На внутренней стенке полости появился крючковидный выступ — это начало I внутренней обонятельной раковины (рис. 2, *Б* и рис. 6, *I*). Вследствие того, что выступ челюстной кости с приросшей носовой раковиной удлинился и сгладился, верхний валик II внутренней обонятельной раковины приобретает простую форму и располагается от него только сбоку. Наружные обонятельные раковины принимают более сложную, ветвистую форму (рис. 4 и 5, *1* и *2*). Под 2-й наружной обонятельной раковиной появляется выступ слегка изогнутой формы — это общая ножка обоих обонятельных валиков II внутренней обонятельной раковины (рис. 4 и 5, *II*).

Дальнейшие изменения сводятся к тому, что полость максиллярного синуса увеличивается, вследствие чего внутренняя его стенка делается более тонкой, особенно в нижней части, где образует перетяжку (рис. 4, *x*). На этом месте происходит разрыв, и эта часть стенки все более укорачивается (рис. 5, *x*).

На рис. 6 остаток этой стенки (*x*) образует нижний угол внутренней обонятельной раковины, который уже покрыт обонятельным эпителием.

Описание дальнейших поперечных срезов через носовую полость будет дано позднее, совместно с описанием раковин у других представителей насекомоядных. В данное время нас интересует главным образом средняя треть носовой полости.

Итак, на серии поперечных срезов через носовую полость крота ясно видно, что задняя часть носовой раковины прирастает к расширенной части челюстной кости. На некотором расстоянии от места прирастания начинается другая раковина, которая покрыта обонятельным эпителием и имеет характерную для обонятельных раковин спиральную закрученность.

Описание сагиттального распила черепа

У крота носовая часть черепа узкая и вытянутая. Носовая раковина (рис. 7, *nt*) широкая, свешивается с носовой кости и почти полностью прикрывает собой челюстную раковину. Челюстная раковина (*mxt*) видна на сагиттальном распиле лишь в своей передней и нижней частях. Сзади и сверху она прикрыта медиально лежащими от нее II обонятельной и носовой раковинами.



Рис. 2. Поперечные срезы через носовую полость ежа (*А*), крота (*Б*) и белозубки (*В*)

а — з — последовательные срезы; *1* — 1-я наружная обонятельная раковина, *2* — 2-я наружная обонятельная раковина, *3* — 3-я наружная обонятельная раковина, *4* — 4-я наружная обонятельная раковина; II^1 — верхний и II^2 — нижний валики II внутренней обонятельной раковины. *I*, *III*, *IV*, *nt*, *mxt* — то же, что на рис. 1

I внутренняя обонятельная раковина (*I*) начинается от решетчатой кости и тянется вперед до уровня переднего конца верхнего валика II внутренней обонятельной раковины, т. е. до того места, где верхний валик II

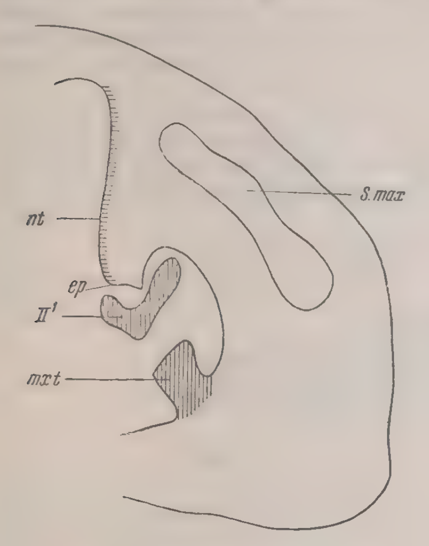


Рис. 3. Поперечный срез через носовую полость крота

S. max — максиллярный синус, *ep* — многослойный реснитчатый эпителий. Остальные обозначения см. на рис. 1 и 2

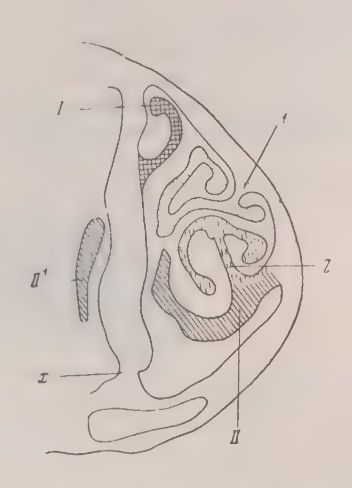


Рис. 4. Поперечный срез через носовую полость крота

x — перетяжка. Остальные обозначения см. на рис. 1 и 2

обонятельной раковины подходит под задний конец носовой раковины. Это место соответствует поперечному срезу, изображенному на рис. 3 (*nt* и II^1). На сагиттальном распиле черепа граница между I обонятельной и носовой раковинами не видна. II обонятельная раковина представле-

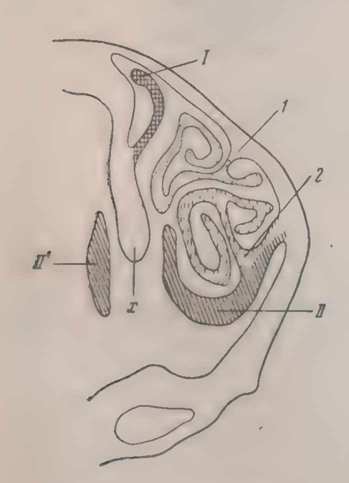


Рис. 5. Поперечный срез через носовую полость крота

Обозначения см. на рис. 1, 2 и 4

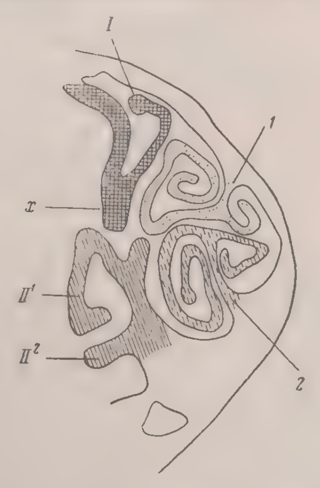


Рис. 6. Поперечный срез через носовую полость крота

Обозначения см. на рис. 1, 2 и 4

на двумя валиками относительно небольших размеров (II^1, II^2); первый из них больше второго. III и IV обонятельные раковины (*III, IV*) отходят от нижней части решетчатой кости в виде широких коротких валиков.

Чтобы лучше рассмотреть строение носовой и I обонятельной раковины, мы отрезали оба валика II внутренней обонятельной раковины и, кроме того, срезали свод носовой полости по самую линию прикрепления к нему носовой и I внутренней обонятельной раковин. Над I обонятельной раковиной была вырезана и часть лобной кости. Для этого мы взяли декальцинированную голову крота (а не череп), очистив ее снаружи от мягких тканей.

После проведенных операций на полученном препарате видны полностью и носовая раковина и I внутренняя обонятельная раковина. Если приподнять задний конец носовой раковины, очень хорошо видна линия прирастания носовой раковины к выступу челюстной кости (рис. 8, *P. S.*).

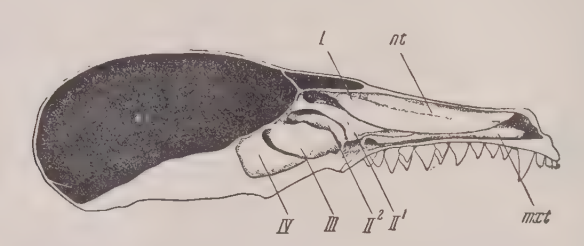


Рис. 7. Сагиттальный распил черепа крота
Обозначения см. на рис. 1, 2

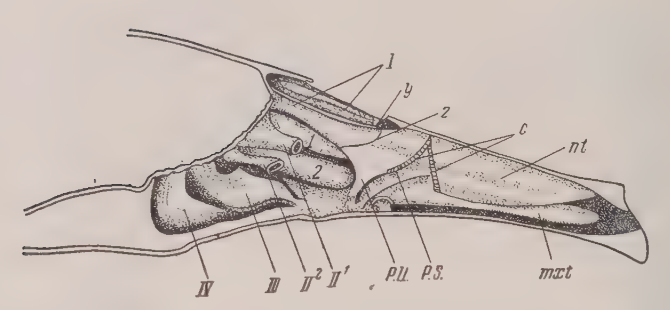


Рис. 8. Сагиттальный разрез головы крота

c — линия разреза. *P. S.* — полукружная линия прирастания носовой раковины, *P.U.* — крючковидный отросток, *y* — начало I обонятельной раковины от выроста челюстной кости, *z* — пограничная линия между эпителями носовой и 1 обонятельной раковины. Остальные обозначения см. на рис. 1 и 2

Она изогнута и имеет полукружную форму [Петер (1902, рис. 3в, табл. XVIII), описывая развитие раковин, назвал ее полулунной складкой]. В связи с этим носовая раковина в этой части имеет нисходящую ножку, которую многие авторы называют крючковидным отростком (Processus uncinatus). Это место прирастания носовой раковины делит носовую полость на переднюю — дыхательную и заднюю — обонятельную части.

На препарате ясно видно, что задняя, суженная, часть I внутренней обонятельной раковины отходит от решетчатой кости. С внутренней стороны решетчатой кости (со стороны мозга) видно отверстие, через которое проходит ветвь обонятельного нерва в I обонятельную раковину. После снятия лобной кости можно видеть и спиральную закрученность этой раковины, которая направлена внутрь носовой полости (рис. 8, *y*). В этом месте I обонятельная раковина связана еще с выступом челюстной кости, что мы уже видели и на поперечном срезе (рис. 2, *Б* и рис. 6, *I*). Далее назад I обонятельная раковина лежит свободно, и на нашем препарате под нее можно подвести иглу.

Обонятельный эпителий, который покрывает I обонятельную раковину, по цвету и бархатистости очень сходен с таковым остальных обонятельных раковин и отличается от эпителия носовой раковины, поэтому видна граница между эпителиями двух раковин (рис. 8, г). Если снять наружную стенку носовой полости, то с наружной стороны видно, что I обонятельная раковина отходит от выступа челюстной кости. Кроме того, делается понятным, что крючковидный отросток есть не что иное, как выступ челюстной кости. В этом можно убедиться, сопоставив серию поперечных срезов с тотальным препаратом.

Таким образом, в верхнем отделе носовой полости имеются две отдельные раковины: передняя — носовая и задняя — I внутренняя обонятельная.

На основании этого мы считаем, что мнение Паулли по вопросу о количестве обонятельных раковин и их обозначениях совершенно правильно.

СТРОЕНИЕ НОСОВОЙ ПОЛОСТИ НАСЕКОМОЯДНЫХ

Описание сагиттальных распилов черепов

Еж обыкновенный. У ежа (рис. 9) носовая полость чрезвычайно велика. Передняя ее часть, очень широкая и длинная, занимает около 60% общей длины черепа.

Носовая раковина (*nt*) трапециевидной формы, невелика. Челюстная раковина (*mxt*) чрезвычайно сложной формы, она как бы состоит из ряда

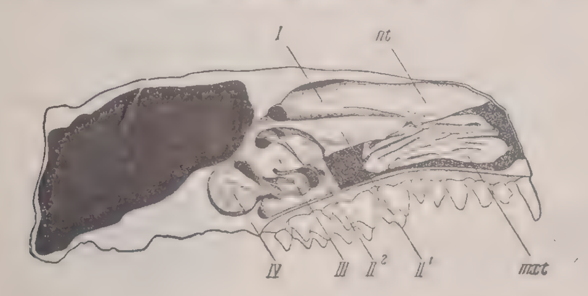


Рис. 9. Сагиттальный распил черепа ежа
Обозначения см. на рис. 1 и 2

отдельных пластинок, разделенных бороздками. В отличие от всех других насекомоядных челюстная раковина у ежа лежит почти совершенно открыто, лишь сзади медиально на нее налегает II обонятельная раковина.

I обонятельная раковина (*I*) отходит от решетчатой кости, простирается вперед до уровня первого коренного зуба. На сагиттальном распиле граница между I обонятельной и носовой раковинами не видна. II обонятельная раковина (*II*) состоит из двух валиков, из которых первый (II^1) значительно больше второго (II^2) и тянется вперед до уровня второго ложнокоренного зуба. III и IV обонятельные раковины (*III* и *IV*) хорошо развиты. Поверхность их имеет сложный рельеф, что, естественно, увеличивает площадь покрывающего их обонятельного эпителия.

Выхухоль[1]. У выхухоли (рис. 10) носовая часть черепа очень узка и сильно вытянута, по длине она занимает около 60% общей длины черепа.

Сверху с носовой кости свисает длинная и широкая пластинка носовой раковины (*nt*), покрывающая собой переднюю часть II обонятельной и верхнюю часть челюстной раковины.

---

[1] Авторы благодарят Н. В. Шибанова за предоставление черепов выхухолей.

На сагиттальном распиле видна лишь небольшая часть челюстной раковины — ее передний отдел. Челюстная раковина (*mxt*) на самом деле очень велика, но большая часть ее прикрыта медиально расположенной II обонятельной раковиной.

I обонятельная раковина (*I*) невелика; границы между ней и носовой раковиной не видно. II обонятельная раковина (*II*) представлена двумя валиками (II^1 и II^2), из которых первый (II^1) идет далеко вперед до

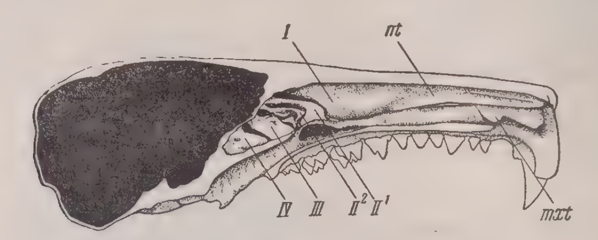


Рис. 10. Сагиттальный распил черепа выхухоли
Обозначения см. на рис. 1 и 2

резцового отверстия и прикрывает собой челюстную раковину. Между II и III внутренними обонятельными раковинами виднеется одна из наружных обонятельных раковин. III и IV обонятельные раковины (*III* и *IV*) отходят от нижней части обонятельной кости в виде относительно небольших валиков.

Белозубка малая. У белозубки (рис. 11) носовая раковина (*nt*) невелика, задняя ее часть слегка покрывается с медиальной стороны первым валиком II обонятельной раковины.

Челюстная раковина (*mxt*) небольшая, она лежит в виде слегка изогнутой пластинки в нижней части носовой полости.

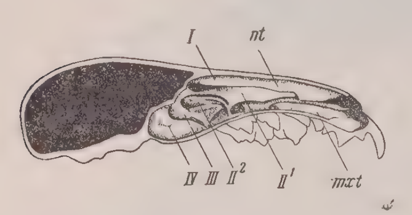


Рис. 11. Сагиттальный распил черепа белозубки
Обозначения см. на рис. 1 и 2

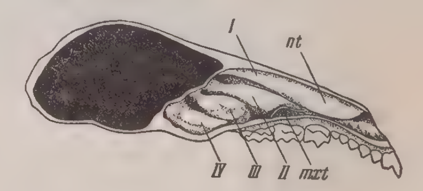


Рис. 12. Сагиттальный распил черепа бурозубки
Обозначения см. на рис. 1 и 2

I обонятельная раковина (*I*) начинается от верхней части решетчатой кости и тянется вперед до уровня второго коренного зуба. II обонятельная раковина (*II*) состоит из двух валиков (II^1 и II^2). Первый из них (II^1) тянется до уровня первого коренного зуба; второй (II^2) имеет весьма сложный рельеф, при небольших размерах. III обонятельная раковина (*III*) изогнута и имеет сложный рельеф. IV обонятельная раковина (*IV*) хорошо развита. Она начинается от нижней части решетчатой кости и имеет вид широкого валика. Усложнение поверхности второго валика II обонятельной раковины и всей III обонятельной раковины, естественно, увеличивает площадь покрывающего их обонятельного эпителия.

Бурозубка обыкновенная[2]. У бурозубки (рис. 12) носовая полость узка, особенно в передней части, так что крыша носовой части черепа сближена с приподнятой передней частью нёба.

[2] Приносим свою благодарность Л. Г. Туровой-Морозовой за предоставление черепов бурозубок и кутор из коллекции Зоологического музея МГУ.

Носовая раковина (*nt*) короткая, но широкая. Она свешивается с носовой кости почти до дна носовой полости.

Челюстная раковина (*mxt*) — ничтожных размеров. Она имеет вид тонкого изогнутого валика и спереди прикрыта носовой раковиной. Очевидно, со столь слабым развитием челюстной раковины связано сужение носовой полости в передней ее части.

I обонятельная раковина (*I*) начинается от верхней части решетчатой кости и простирается до уровня границы между третьим и четвертым коренными зубами. II обонятельная раковина (*II*), в отличие от этого органа всех других рассматриваемых здесь представителей насекомоядных, не расчленяется на два валика [то же наблюдается и у кутеры (Neomys fodiens Schreb.), не описываемой здесь специально]. Уменьшение поверхности II обонятельной раковины приводит к резкому сокращению площади, занятой обонятельным эпителием. III и IV обонятельные раковины (*III* и *IV*) простой формы; размеры их близки к таковым II обонятельной раковины.

Промеры проекций сагиттальных распилов черепов

Сравнение степени развития органа обоняния у насекомоядных проводилось путем промеров проекции сагиттальных распилов черепов [3] планиметром.

Степень развития органа обоняния, несомненно, влияет на размеры носовой полости. С некоторыми оговорками [4] можно считать, что зависимость размеров носовой полости и обонятельных раковин прямо пропорциональна. Поэтому отношение площади обонятельных раковин к площади носовой полости не может считаться показательным. В самом деле, это отношение у ежа и желтогорлой мыши (Apodemus flavicollis Melch.) примерно одинаковое (44,4 и 44,7%), в то время как отношение площади обонятельных раковин к площади сагиттального распила черепа у тех же видов выражается цифрами 16,9% (еж) и 9,7% (желтогорлая мышь), а отношение площади носовой раковины к площади черепа у ежа — 42,4% и у желтогорлой мыши — 22,6%.

Степень развития обоняния зависит не только от относительной величины обонятельных раковин, но и от относительной величины носовой полости, значительная часть которой выстлана обонятельным эпителием.

Для сравнения степени развития обоняния мы брали среднее арифметическое из суммы отношений площади обонятельных раковин к площади черепа и площади носовой раковины к площади черепа, выраженное в процентах. Этот показатель мы обозначаем как «степень развития обоняния в процентах».

Мы отлично понимаем, что данные отношения никак не могут считаться абсолютными; возможно, что роль этих двух слагаемых и не одинакова, но это, к сожалению, на наш взгляд, пока единственный способ более или менее объективно выразить в цифрах степень развития органа обоняния.

В соответствии с указанным методом нами составлена таблица, в которой виды расположены по степени развития органов обоняния (см. стр. 134).

Интересно отметить, что по степени развития органов обоняния крот и выхухоль (представители одного подсемейства — кротовых) стоят рядом, а белозубка и бурозубка (представители одного семейства — землеройковых) по степени развития органов обоняния резко различаются.

---

[3] Для краткости далее мы будем писать вместо «площадь проекции сагиттального распила черепа» — «площадь черепа», вместо «площадь проекции внутренних обонятельных раковин, видимых на сагиттальном распиле черепа» — «площадь обонятельных раковин» и вместо «площадь проекции носовой полости» — «площадь носовой полости».

[4] На размеры носовой полости, кроме того, влияет степень развития обогревательно-фильтрационного аппарата челюстной и носовой раковин.

Исходя из данных таблицы, можно сказать, что органы обоняния у насекомоядных в целом развиты значительно лучше, чем у мышевидных грызунов.

№ п/п	Вид	Степень развития обоняния в %
1	Еж (Erinaceus europaeus L.)	29,7
2	Белозубка (Crocidura suaveolens Pall.)	27,1
3	Крот (Talpa europaea L.)	23,9
4	Выхухоль (Desmana moschata L.)	21,4
5	Бурозубка (Sorex araneus L)	21,3
6	Желтогорлая мышь (Apodemus flavicollis Melch.)*	16,1

*Желтогорлая мышь взята нами как представитель мышевидных грызунов с хорошо развитым обонянием (Ганешина и Гуртовой, 1953).

Это положение подтверждается и работой В. К. Шепелевой (1952), изучавшей в специальных лабораторных экспериментах пределы чувствительности обонятельного анализатора у некоторых диких млекопитающих — ежей, пасюков, хорьков, лисиц и собак. Наиболее высокую чувствительность обонятельного анализатора В. К. Шепелева обнаружила у ежей, наименьшую — у пасюков.

Описания поперечных срезов носовой полости

У ежа (рис. 2, *А*) носовая раковина (*nt*) свешивается со свода носовой полости в виде простой пластинки (*а*, *б*, *в*); на последовательных срезах видно, что она прирастает к выросту челюстной кости (*4*).

Челюстная раковина (*mxt*) в средней своей части ветвистой формы (*б*). Она прикреплена к челюстной кости при помощи тонкой ножки. С появлением II обонятельной раковины челюстная раковина значительно утолщается (*в*) и, испытав ряд упрощений, исчезает (*г*).

Обонятельные раковины у ежа хорошо развиты. У него имеются четыре внутренние и четыре наружные обонятельные раковины (*ж*), имеющие весьма сложную форму.

I обонятельная раковина появляется на срезах, сделанных позади места прирастания носовой раковины. Она сложно закручена (*е*) и в задней своей части (*ж*) не связана с крышей носовой полости (с лобной костью). II обонятельная раковина (*е*, *ж*) состоит из двух валиков, сидящих на одной ножке. Каждый из них спирально закручен. Сложное строение имеет и III обонятельная раковина (*е*, *ж*). IV обонятельная раковина самая короткая — появляется на задних срезах. Она имеет простую форму (*ж*).

Наружных обонятельных раковин четыре (*е*, *ж*). Три из них располагаются над II внутренней обонятельной раковиной, четвертая — между II и III. Они более простой формы, чем внутренние. 1 и 2-я наружные обонятельные раковины значительно сложнее, чем 3 и 4-я .

У крота (рис. 2, *Б*) носовая раковина (*nt*) слегка изогнутой формы (*а*, *б*); сзади она прикрепляется к выросту челюстной кости (*в*), срастаясь с с ним полностью (*г*), как и у ежа.

Челюстная раковина (*mxt*) двурогой формы (*а*—*г*). На середине своего протяжения эти «рога» завиты в форме улитки (*б*). На уровне срастания носовой раковины с выростом челюстной кости (*г*) челюстная раковина упрощается до Т-образной формы и вскоре исчезает совсем.

Обонятельные раковины у крота развиты в несколько меньшей степени, чем у ежа. Весьма сложную форму имеет I обонятельная раковина, которая на своем протяжении дважды меняет направление завитка (*д*, *е*, *ж*). II обонятельная раковина, так же как у ежа, состоит из двух валиков, сидящих на одной ножке; строение II обонятельной раковины у крота несколько проще, чем у ежа (*А*, *е*, *ж* и *Б*, *е*, *ж*). III и IV обонятельные раковины у крота (*Б*, *е*, *ж*, *з*) более сложной формы, чем у ежа.

1 и 2-я наружные обонятельные раковины сильно закручены (*е*, *ж*); зато 3 и 4-я — палочковидной формы и не образуют никаких усложнений (*е*). Следует отметить, что 3 и 4-я наружные обонятельные раковины не гомологичны таковым ежа. У ежа 3-я наружная обонятельная раковина расположена между 2-й наружной и II внутренней обонятельными раковинами (*А*, *ж*), а у крота та же раковина расположена ниже II внутренней обонятельной раковины (*Б*, *е*). У ежа 4-я наружная обонятельная раковина расположена между II и III внутренними обонятельными раковинами (*А*, *ж*), а у крота она прикреплена к челюстной кости между 3-й наружной и IV внутренней обонятельными раковинами.

У белозубки (рис. 2, *В*) носовая раковина (*nt*) свешивается с носовой кости в виде пластинки (*а*), далее значительно усложняется (*б*). На следующих срезах видно, что она прикрепляется к выросту челюстной кости (*в*), срастаясь с ним полностью (*г*).

Челюстная раковина (*mxt*) короткая, простой Т-образной формы. С появлением II обонятельной раковины (*в*) челюстная раковина сильно упрощается и исчезает (*г*).

I обонятельная раковина по строению (*В*, *е*, *ж*) весьма сходна с таковой у ежа (*А*, *е*, *ж*). II обонятельная раковина, так же как у ежа и крота, состоит из двух изогнутых валиков, сидящих на одной ножке (II^1, II^2). III обонятельная раковина значительно проще, чем у ежа и крота. Она имеет впереди Т-образную (*е*), а далее серповидную форму (*ж*). IV обонятельная раковина крючковидной формы.

Наружных обонятельных раковин всего три, однако все они весьма сложной изогнутой формы (*е*, *ж*).

Подытоживая данные по строению органов обоняния у исследованных видов насекомоядных, можно сделать следующие выводы.

1. Носовая раковина имеет в общем простую форму. Наиболее проста она у ежа, наиболее сложна — у белозубки.

2. Челюстная раковина ежа чрезвычайно сложного, ветвистого строения; значительно проще она у выхухоли, слабее развита у крота и белозубки, а у бурозубки сокращается до ничтожных размеров. Таким образом, видно, что по степени развития обогревательно-фильтрационного аппарата эти виды можно расположить в следующий ряд: еж, выхухоль, крот, белозубка и бурозубка.

3. У насекомоядных имеются четыре внутренние обонятельные раковины. I внутренняя обонятельная раковина у ежа сзади не связана с лобной костью. У остальных эта связь сохраняется на всем протяжении. II внутренняя обонятельная раковина у ежа, крота, выхухоли и белозубки состоит из двух валиков, сидящих на одной ножке, у бурозубки же и куторы II обонятельная раковина представлена одним валиком.

4. У ежа и крота имеются четыре, а у белозубки — три наружные обонятельные раковины. Лишь первые две из них имеют у всех рассмотренных видов сложную форму. 3 и 4-я наружные обонятельные раковины расположены различно у рассмотренных представителей насекомоядных.

5. Обоняние у насекомоядных развито значительно лучше, чем у мышевидных грызунов, поскольку оно играет значительную, а иногда преобладающую роль в отыскивании пищи.

Значение обогревательно-фильтрационного аппарата (nasoturbinale и maxilloturbinale)

Как было показано нами, наиболее сложно устроен обогревательно-фильтрационный аппарат у ежа. Резкие различия в строении этого аппарата у ежа и других представителей отряда насекомоядных (кроме выхухоли) связаны с различиями в их зимней биологии. Залегая в спячку под опавшей листвой, еж слабо защищен снеговым покровом от действия низких температур. В этих условиях большое значение имеет обогревание воздуха, поступающего в носовую полость. Землеройки и крот сохраняют зимой активность и ведут норный или полунорный образ жизни. В связи с этим они значительно лучше защищены от действия низких температур.

По степени развития обогревательно-фильтрационного аппарата вслед за ежом нужно поставить выхухоль. Это можно связать с поверхностным расположением гнезда выхухоли, в которое по корневым ходам заходит необогретый воздух. Слабая изученность биологии выхухоли не позволяет нам считать этот вывод окончательным.

Обогревательно-фильтрационный аппарат крота и белозубки развит примерно одинаково. Для крота это можно объяснить уходом зимой в нижние галереи ходов, где температура более или менее постоянна. Белозубка, ведущая зимой подснежный образ жизни, не имеет столь хорошо развитого обогревательно-фильтрационного аппарата, очевидно, ввиду большой интенсивности уровня обмена веществ. Интересно отметить, что бурозубка, обладающая еще более интенсивным уровнем обмена веществ (Тупикова, 1949), имеет наиболее просто устроенный обогревательно-фильтрационный аппарат.

Значение органа обоняния

Высокую степень развития органа обоняния у насекомоядных по сравнению с грызунами можно объяснить, по-видимому, питанием первых преимущественно животными кормами.

Тем не менее из таблицы видно, что и исследованные насекомоядные по степени развития органов обоняния делятся на две группы. К группе с наиболее сильно развитыми органами обоняния относятся еж, белозубка и крот, т. е. животные, питающиеся исключительно животной пищей. Ко второй группе относятся выхухоль и бурозубка. Они характеризуются более широкой пищевой специализацией, так как, кроме животной пищи, питаются и растительной. Органы обоняния у них развиты значительно слабее.

Органы обоняния у ежа развиты в наибольшей степени, у белозубки — несколько слабее. Добывание животных кормов в подстилке, столь характерное для ежа и белозубки, требует высокой степени развития органа обоняния. Более слабое развитие органа обоняния у крота объясняется, вероятно, тем, что для добывания пищи в ходах не требуется столь высокой чувствительности обонятельного анализатора, как для разыскивания пищи в подстилке. У выхухоли орган обоняния развит в значительно меньшей степени, чем у предыдущих видов. Очевидно, это можно объяснить водным образом жизни, где ведущую роль в отыскивании пищи играет осязание, и характером питания ее.

Среди рассмотренных нами представителей отряда насекомоядных бурозубка имеет наименее развитый орган обоняния, что, несомненно, связано с особенностями ее питания. Однако орган обоняния у бурозубок развит значительно лучше, чем у такого представителя мышевидных грызунов, как желтогорлая мышь (см. таблицу). Поэтому едва ли можно

считать, что бурозубки при поисках пищи руководствуются только осязанием или главным образом осязанием (Зильберминц, 1950; Тупикова, 1949). Роясь в лесной подстилке, бурозубки, несомненно, отыскивают пищу и при помощи обоняния, что и подтверждается морфологическими данными.

Литература

Ганешина Л. В. и Гуртовой Н. Н. 1953. Строение органов обоняния у мышей и полевок, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 4.

Зильберминц И. В., 1950. Экология землероек и значение их в биоценозе нижнего яруса леса (автореф. канд. дисс.), Моск. гос. пед. ин-т им. Потемкина.

Калабухов Н. И., 1952. К вопросу о роли различных рецепторов в поисках пищи у грызунов. Зоол. журн., т. XXXI, вып. 4.

Карпилов Г. Х., 1940. Нос и придаточные полости у лабораторных амфибий, птиц и грызунов, Витебск.

Кузякин А. П., 1935. К биологии крота (Talpa europaea L.) Тульского широколиственного леса, Бюлл. МОИП, серия биол., т. XLIV, вып. 5.

Лавров Н. П., 1943. К биологии обыкновенной землеройки, Зоол. журн., т. XXII, вып. 6.

Матвеев Б. С., 1951. Биоморфология головного мозга позвоночных, Тр. V Всесоюз. съезда анат., гистол. и эмбриол.

Огнев С. И., 1928. Звери Восточной Европы и Северной Азии, т. I, М.

Парамонов А. А., 1928. К биологии выхухоли, М., Главнаука.

Сахарова Т. В., 1947. Адаптивные особенности морфологического строения носовой полости грызунов (автореф. канд. дисс.), М.

Слоним А. Д., 1954. О путях и методах изучения роли различных анализаторов в пищедобывательной деятельности грызунов, Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 5.

Спиридонова К. А., 1949. Опыт рентгеновского исследования желудочно-кишечного тракта и физиологии пищеварения у крота (Talpa europaea L.), Зоол. журн., т. XXVIII, вып. 4.

Тупикова Н. В., 1949. Питание и характер суточной активности землероек средней полосы СССР, Зоол. журн., т. XXVIII, вып. 6.

Фолитарек С. С., 1932. Распространение, биология и промысел крота (Talpa europaea brauneri Satun.) на Украине, Бюлл. МОИП, серия биол., т. XLI, вып. 3—4.— 1940. К биологии обыкновенной землеройки (Sorex araneus L.), Зоол. журн., т. XIX, вып. 2.

Формозов А. Н., 1948. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района, Костромской области в период 1930—1940 гг., Фауна и экология грызунов, вып. 3, изд. МОИП, М.

Шепелева В. К., 1952. К вопросу о функциональных особенностях анализаторов у некоторых диких млекопитающих, Изв. Ест.-науч. ин-та им. Лесгафта, т. XXV.

Шилова-Крассова С. А., 1952. Питание ежей (Erinaceus europaeus L.) в южных лесах, Зоол. журн., т. XXXI, вып. 6.

Dehnel A., 1952. Biologia rozmnażania ryjówki Sorex araneus L. w warunkach laboratoryjnych, Ann. Univ. Mariae Curie-Sklodowska, Sectio c, vol. VI. 11, Lublin — Polonia.

Matthes E., 1934. Geruchsorgan, L. Bolk, E. Goppert, E. Kallius, W. Lubosch, Handb. vergl. Anat. d. Wirbeltiere.

Mihalkovics V., 1898. Nasenhöhle und Jakobson'sches Organ, Anat. Hefte, XI.

Paulli S., 1900. Über die Pneumaticität des Schädels bei den Säugetieren, Morphol. Jb., Bd. XXVIII.

Peter K. 1902. Anlage und Homologie der Muscheln des Menschen und der Säugetiere, Arch. mikr. Anat., 60.

Plate L., 1924. Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre, T. II, Jena.

Schönemann A., 1901. Beitrag zur Kenntnis der Muschelbildung und des Muschelwachstums, Anat. Hefte, 18.

Weber M., 1927. Die Säugetiere, Bd. 1, Jena.

Zuckerkandl E., 1887. Das periphere Geruchsorgan der Säugetiere, Stuttgart.

COMPARATIVE MORPHOLOGICAL STUDY OF THE NASAL CAVITY STRUCTURE IN CERTAIN REPRESENTATIVES OF THE ORDER INSECTIVORA

L. V. GANESHINA, N. N. VORONTSOV, V. I. CHABOVSKY

Chair of Zoology and Comparative Anatomy of the Vertebrate. Moscow State University

Summary

Comparative anatomic study of the nasal cavity structure of Insectivora was carried out to elucidate the problem of the intensivity of the smell in different Insectivora of different mode of life. Besides, the comparison of the developmental grade of the olfactory organ in Insectivora with that in Muridae was carried out. The following representatives were studied: 1) Erinaceus europaeus L., 2) Talpa europaea L., 3) Desmana moschata L., 4) Sorex araneus L., 5) Crocidura suaveolens Pall., Insectivora. Apodemus flavicollis Melch. was studied as the representative of Rodentia having the highest differentiated olfactory organ (Ganeshina, Gurtovoi, 1953). The hind section of the concha nasalis was found to be a separate concha, connected with the os ethmoidale, covered with the olfactory epitelium; this concha, but not the hind section of nasoturbinale (K. Peter, 1902), is to be regarded as the I olfactory concha (S. Paulli, 1900).

The most developed olfactory organs in Insectivora, feeding exclusively on the animal food are found in E. europaeus, C. suaveolens and T. europaea. The olfactory organs in D. moschata and S. araneus, feeding on both the animal and vegetable food, are signifacantly less developed.

The olfactory organ of Insectivora is much more developed than that of the A. flavicollis, the representative of the family Muridae. The less development of the olfactory organ in T. europaea compared with that in E. europaeus and C. suaveolens is, presumably due to the fact, that no such a high development of the olfactory organ is needed to get food in the passages, whereas it is strongly needed for the search for food in the litter. The weak development of the olfactory organ in D. moschata is due to their aquatic mode of life, the sense of touch playing the leading role in the search for food under such conditions.

The least development of the olfactory organ in S. araneus is due to its wide scale of food specialization; the olfactory organ of S. araneus is much more developed than that of A. flavicollis, the search for food in the litter requiring higher sensibility of the sense than the search for food on the ground surface.

The structure of the nasoturbinale and maxilloturbinale is different in different representatives of Insectivora. Its complex structure in E. europaeus is connected with the biology of this animal in winter: E. europaeus hibernates under the fallen leaves, and is almost unprotected against the low temperatures. The development of the organ described in D. moschata may be presumably connected with the arangement of the nest on the surface, the cold air reaching the nest by the root paths. The weak development of this apparatus in T. europea is due to its dwelling in the lower passage-galleries in winter, whereas the weak development of this organ in C. suaveolens and S. araneus is due to the great intensivity of the metabolism.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVI 1957 ВЫП. 1

О ПРИСПОСОБИТЕЛЬНОЙ ПЕРЕСТРОЙКЕ ЗАПЯСТЬЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ПРОЦЕССЕ ЭВОЛЮЦИИ

С. Ф. МАНЗИЙ

Отдел сравнительной морфологии Института зоологии АН УССР

Вопросам о возникновении и эволюции конечностей Tetrapoda посвящена большая литература (Ковалевский, 1874; C. Gegenbaur, 1876; K. Bardeleben, 1886; C. Rabl, 1909; Северцов, 1908; O. Maier, 1930; A. B. Howell, 1935; Догель, 1954; Касьяненко, 1950, 1956; Дружинин, 1951, и др.). В результате этих работ сейчас уже создано представление о возникновении конечностей наземных четвероногих из плавников их водных предков и о путях эволюции этих конечностей. Сколь ни стройным, однако, кажется это учение в своих общих чертах, многие частные положения его еще требуют разработки. Особенно это касается вопросов эволюции запястного сустава четвероногих вообще и млекопитающих в частности.

В течение ряда лет мы изучаем запястье млекопитающих с точки зрения его строения, функции, онто- и филогенеза. До сих пор изучено запястье 168 видов современных и 20 видов ископаемых млекопитающих. Часть полученных нами данных была опубликована ранее (Манзий, 1950, 1950а, 1952, 1952а, 1952б, 1953, 1954, 1956), и здесь мы их касаться не будем. В настоящей статье будет дан анализ количества костных компонентов, принимающих участие в формировании запястья, приспособительных изменений суставного рельефа, а также сравнительно-анатомический анализ рессорных приспособлений этого сустава. Так как эти данные являются продолжением и дополнением ранее опубликованных, они могут быть лучше поняты с учетом последних.

А. О количестве костей, формирующих запястный сустав

Количество костей запястья у различных млекопитающих давно уточнено (Страхов, 1857; H. M. D. Blainville, 1864, C. Gegenbaur, 1876, H. G. Bronn, 1900, и др.). Правда, некоторые литературные данные по этому вопросу неточны. Так, например, Н. Страхов считает, что у грызунов отсутствует центральная кость и что она срослась с c_2. Мильн-Эдвардс (H. Milne-Edwards, цит. по H. G. Bronn, 1900, S. 528) утверждает, будто «у Spalacinae отсутствует centrale». Однако эти утверждения не соответствуют действительности. Мы постоянно обнаруживали центральную кость у всех исследованных грызунов, в том числе и у Spalacinae. У К. Э. Линдемана (1869, стр. 179—180) мы читаем: «у грызунов, насекомоядных, например крота, и у многих обезьян... четвертая и пятая карпальные кости не соединяются, как у большинства, а разделены и несут на себе каждая по пальцу», хотя общеизвестно, что ни у одного млекопитающего нет самостоятельных c_4 и c_5, а только единая c_{4-5}. Однако эти неточности единичны и не имеют большого значения.

Наши данные позволяют разделить всех исследованных млекопитающих по количеству костей запястья на девять групп (рис. 1).

К I группе относятся крот (Talpa europaea) и выхухоль (Desmana moschata) — среди насекомоядных, двупарнорезцовые грызуны, большинство обезьян и жиряки (Hyrax). В формировании запястья этих животных

принимают участие следующие кости: дистальные концы костей предплечья — лучевой (R) и локтевой (U); четыре кости верхнего ряда: лучевая (cr), промежуточная (ci,) локтевая (cu) и добавочная (ca) кости запястья; четыре кости нижнего ряда: первая (c_1), вторая (c_2), третья (c_3) и четвертая (c_{4+5}) запястные кости; центральная кость (cc), проксимальные концы

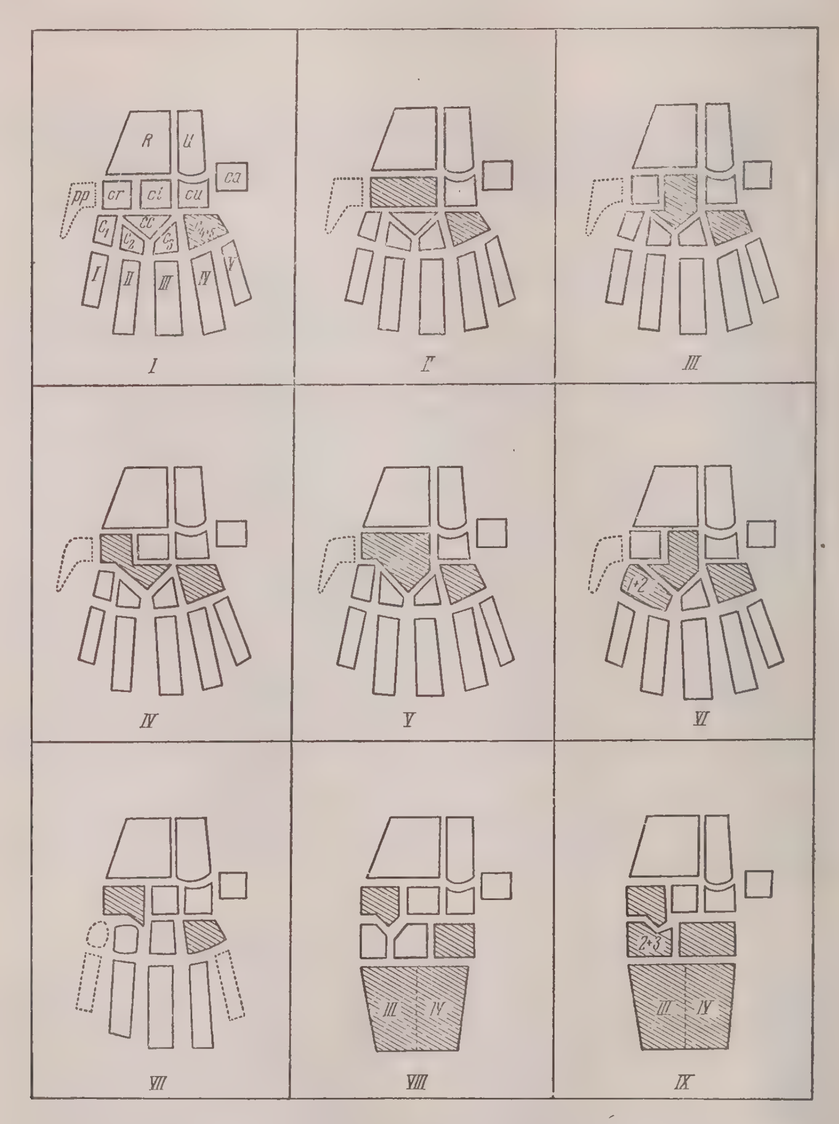


Рис. 1. Схематическое изображение количества костей, формирующих запястный сустав, и характера сращения этих костей

Сросшиеся кости заштрихованы, непостоянные — показаны пунктирной линией (объяснения см. в тексте). Римскими цифрами обозначены группы

пяти пястных костей — $McI—V$, а у большинства — еще и Praepollex (pp).

II группу составляют исключительно однопарнорезцовые грызуны (Simplicidentata), и для их запястья, в отличие от предыдущей группы, характерно слияние cr и ci в одну кость ($cr+i$).

Представители неполнозубых, некоторые сумчатые (Dasiurus viverinus, Perameles garagassi) и из насекомоядных — водяная кутора (Neomys

fodiens) составляют III группу. Для них характерно слияние промежуточной (*ci*) и центральной (*cc*) костей в одну, а *cr* сохраняется самостоятельной.

У представителей IV группы — некоторых человекообразных обезьян (например гориллы) и у человека — центральная кость также утратила свою самостоятельность, однако она сливается здесь не с *ci*, а с *cr*, что дало повод многим авторам считать центральную кость человека не гомологичной *cc* других млекопитающих.

Довольно крупной является V группа. Сюда относятся все без исключения хищники — наземные (Carnivora) и водные (Pinnipedia), представители однопроходных, большинство сумчатых, а также еж (Erinaceus europaeus) и землеройка-бурозубка (Sorex araneus) из насекомоядных. В запястье этих млекопитающих произошло слияние воедино трех костей: *cr*, *ci* и *cc*.

Броненосцев мы выделяем в VI группу — потому, что у них в одну кость, помимо *ci* и *cc*, как это отмечалось для III группы, сливаются также c_1 и c_2.

Три остальные группы составляют копытные животные и хоботные. Общим для них всех является наличие четырех самостоятельных костей в верхнем ряду запястья и отсутствие центральной кости, которая слилась с лучевой запястной. Что же касается костей нижнего ряда запястья и пястных костей, то они различны, и на этом основании животные делятся на три группы.

Самостоятельные пястные кости характерны для хоботных (Proboscidea), свиней (Sus), пекари (Dycotiles), бородавочников (Phacochoerus), бегемотов (Hippopotamus), носорогов (Rhynoceros) и тапиров (Tapirus). У них также в нижнем ряду запястья кости не сливаются между собой. Этих животных мы выделяем в VII группу.

У мозоленогих (Tilopoda) кости нижнего ряда запястья также не сливаются друг с другом, но, в отличие от предыдущей группы, у них *McIII* и *McIV* сливаются и образуют «кость бегунов» (канон), поэтому мы выделяем их в VIII группу.

Последнюю, IX группу составляют парнокопытные жвачные. У них, как и у мозоленогих, имеется канон, но кроме того, здесь происходит слияние c_2 и c_3, чего не наблюдается у других млекопитающих.

Анализируя количественный состав запястья различных млекопитающих и характер слияния его костей, мы можем отметить, что только IV и VI группы объединяют млекопитающих со сходным типом опоры и более или менее общим характером других функций грудных конечностей. Все же остальные группы довольно разнородны и по типу опоры и по характеру рабочих функций конечностей. Так, например, в I группе мы видим, с одной стороны, стопо- и пальцеходящих, с другой стороны — роющих (крот), роюще-плавающих (выхухоль), лазающих (обезьяны), бегающих (заяц — Lepus europaeus, жиряк) и др. Довольно разнообразен также состав V группы. Здесь имеются стопо- и пальцеходящие, роющие, плавающие, лазающие и бегающие животные. В меньшей мере это характерно для II и III групп.

Отсюда видно, с одной стороны, что одинаковым количеством костей запястья могут обладать животные с различными типом опоры и характером рабочих функций конечностей, а с другой стороны, что у копытных со сходными типом опоры (преимущественно фалангоходящие) и характером передвижения (бег, прыжки) существуют значительные различия в числе костей запястья.

Наряду с этим, бросается в глаза, что представители многих систематических групп (родственные по происхождению), несмотря на различия в типе опоры и функциях конечностей, сохраняют одинаковое число костей запястья. Это касается двупарнорезцовых (I группа) и однопарнорезцовых грызунов (II группа), хищников (V группа), мозоленогих (VIII груп-

па), парнокопытных жвачных (IX группа) и др. Очевидно, это позволило В. О. Ковалевскому (1874) прийти к утверждению, что кости запястья и предплюсны «очень ценны для исследования родственных связей» (стр. 50).

Тот же факт, что животных других систематических групп мы находим не в одной, а в нескольких наших группах (насекомоядные, сумчатые, копытные), нам кажется, следует объяснять либо неоднородным происхождением данной систематической группы, либо тем, что она давно дивергировала в филогенезе.

Суммируя изложенное, можно сделать следующие выводы:

1. Количество костей запястья является довольно консервативным признаком, удерживающимся нередко даже при сильном изменении типа опоры и характера рабочих функций грудных конечностей у животных родственных групп.

2. Центральная кость приматов гомологична центральной кости других млекопитающих. Слияние ее с *cr*, а не с *ci* здесь объясняется прогрессивным развитием c_3, которая смещает *cc* медиально под *cr*, однако в дистальном направлении она у всех без исключения млекопитающих вклинивается между c_2 и c_3.

Б. Приспособительные изменения суставного рельефа запястья

Если количество костей запястья не всегда отражает функциональные особенности конечностей, то характер суставного рельефа этих конечностей теснейшим образом связан с их функцией.

В одной из опубликованных работ (Манзий, 1953) мы описали три типа суставного рельефа запястья млекопитающих, соответствующие трем основным типам опоры конечностей: стопо-, пальце- и фалангохождению. Однако это вовсе не означает, что суставной рельеф запястья определяется только типом опоры. Не меньшее значение в этом отношении принадлежит характеру движений в запястном суставе, который, в свою очередь, также связан с определенным типом опоры. Например, известно, что у стопоходящих кисть способна к весьма разнообразным движениям, с чем связана многоосность запястного сустава. Переднее прогибание запястья у этих животных не только обеспечивает опору на всю кисть, но также увеличивает свободу движений.

Кисть пальцеходящих животных уже специализирована как звено стато-локомоторного аппарата, хотя иногда она и способна еще к значительному разнообразию движений (например, у кошачьих); поэтому движения в запястье этих животных менее разнообразны и сводятся в основном к сгибанию и разгибанию.

Почти исключительно к стато-локомоторным функциям приспособлены конечности фалангоходящих, подвижность в запястье которых является строго направленной.

Следовательно, трем основным типам опоры отвечают три функциональных типа конечностей с различным характером суставного рельефа запястья.

Для млекопитающих, опирающихся на кисть и одновременно способных к разнообразным движениям автоподия, характерны равномерная проксимальная выпуклость всех трех этажей запястья и прохождение осей движений через середину сустава. На самих суставных поверхностях этажей нет ни гребней, ни желобов, равно как и уплощений. Однако и при опоре на всю кисть запястье некоторых животных, сохраняя общие признаки приспособленности к стопохождению, приобретает ряд специфических особенностей, если конечность узко специализирована к рытью (крот, броненосец — Dasypus), рытью и плаванию (выхухоль), к плаванию (выдра — Lutra lutra), лазанию (ленивцы — Choloepus), рытью и лазанию (муравьеды — Myrmecophaga). К таким специфическим признакам отно-

сятся, например, блоковидный характер предплечье-запястного сустава роющих, замковой тип запястно-пястного и межзапястного суставов у лазающих и т. д. По этим особенностям среди стопоходящих не трудно определить роющих, лазающих, плазающих и других узко специализированных животных.

Конечностям млекопитающих, опирающихся на пальцы, с ведущими сгибательно-разгибательными движениями, также свойственно запястье с проксимальной выпуклостью всех этажей. Однако подвижность запястно-пястного сустава у пальцеходящих всегда ограничена, а оси сгибательно-разгибательных движений двух верхних этажей смещены волярно в связи с появлением передних уплощенных отделов, ограничивающих разгибание и совершествующих статику конечности. Боковые движения, и то ограниченные связками, сохраняются только в предплечье-запястном суставе. В межзапястном суставе эти движения почти отсутствуют ввиду наличия здесь продольных гребней и желобов.

Известно, что наиболее специализированы как стато-локомоторные — конечности копытных и хоботных. Если копытные являются фалангоходящими (правда, мозоленогие скорее могут быть названы пальцеходящими), то хоботные опираются на кисть, пальцы которой заключены в один кожный футляр.

Это своеобразное «стопохождение» хоботных способствует увеличению площади опоры на почву и делает опорный отдел конечности пластичным в приспособлении к рельефу почвы. Поэтому у слонов в двух нижних этажах, особенно в межзапястном суставе, мы видим все признаки стопоходящих животных (отсутствие гребней и желобов, проксимальная выпуклость, многоосность), в то время как в предплечье-запястном суставе в момент опоры на конечность происходит замковое вклинивание, напоминающее таковое у копытных. У исследованных нами копытных мы видим следующие общие признаки суставного рельефа запястья: двояковогнутый в заднем и двояковыпуклый в переднем отделе проксимальный ряд запястья; большую или меньшую уплощенность запястно-пястного сустава; наличие параллельно идущих гребней и желобов в блоковидных отделах суставов и расположенных под углом гребней и желобов на уровне уплощенных отделов сустава; сильную волярную смещенность осей движений по этажам и т. д. Параллельные гребни и желоба обусловливают строгую направленность движений, а расположенные под углом — делают разогнутое запястье весьма устойчивым замком.

Здесь уместно отметить, что параллельно идущие гребни и желоба запястья непарнокопытных и мозоленогих расположены в сагиттальной плоскости, благодаря чему предплечье-запястный и межзапястный суставы их представляют собой простые блоки. У всех остальных парнокопытных эти гребни и желоба идут косо, по типу винтовой резьбы, и поэтому движения в двух верхних этажах их запястья напоминают своеобразное «ввинчивание» и «вывинчивание».

Так как в литературе, посвященной формированию суставного рельефа (Лесгафт, 1897, R. Fick, 1921; O. Maier, 1930, и др.), нам не удалось найти какого-либо объяснения роли этой «винтовидности», мы предприняли попытку дать такое объяснение. С этой целью изучался и анализировался характер подвижности в других суставах грудной конечности. Оказалось, что у животных с винтовидным запястьем таким же винтовидным является локтевой сустав, в силу чего сгибание в локтевом суставе обязательно сопровождается одновременным отведением и супинированием кисти, а разгибание — возвратом ее в прежнее сагиттальное положение. В запястном же суставе сгибание сопровождается приведением и пронированием, а разгибание — отведением и супинированием кисти. У остальных копытных движения в обоих суставах осуществляются в сагиттальной плоскости.

Все это не только делает специфическими сгибательно-разгибательные

движения грудных конечностей двух групп копытных при передвижении, но и определяет позицию, занимаемую конечностями во время лежания животного. Звенья конечностей с блоковидными суставами в согнутом состоянии, располагаясь одно на другом в одной плоскости, делают неудобным лежание и весьма затрудняют подъем таких животных на ноги. Наоборот, у парнокопытных, обладающих винтовидным рельефом суставов, при сгибании конечности звенья ее, отклоняясь в разные стороны и располагаясь на почве, делают удобным лежание животного и ускоряют процесс подъема на ноги. Так называемые шиповые желваки на локтевых буграх у лошадей есть результат давления копыта на это место при лежании животного; у других копытных этого не бывает, так как копыто при лежании отклоняется от локтевого бугра в сторону.

Однако значение винтовидности запястья не только в этом. Она играет большую роль в механизме использования связочного аппарата при движениях. Сгибательно-разгибательные движения, осуществляемые винтовидными поверхностями, имеют следующий характер: сгибание сопровождается смещением каждого выше расположенного ряда по отношению к ниже расположенному наружу на значительное расстояние (рис. 2, a_1), а разгибание — возвратом к исходной позиции (рис. 2, a); передние продольные межрядовые связки запястья при сгибании напрягаются по вертикальной линии, а при разгибании, оставаясь натянутыми, меняют направление на горизонтальное. Такое постоянное равномерное натяжение связок в запястье с винтовидным рельефом делает движение в суставе плавным и исключает возможность разрыва этих связок при быстрых переходах от крайнего сгибания к крайнему разгибанию и наоборот. В запястье лошадей нет дорсальных мерядовых связок в верхних двух этажах (рис. 2, $б$ и $б_1$). Их заменяет плотный фасциальный футляр, волокна которого на передней поверхности сустава перекрещиваются. Угол перекрещивания их при движениях в суставе изменяется так, что при сгибании эти волокна приближаются к вертикальному, а при разгибании — к горизонтальному положению, оставаясь все время напряженными.

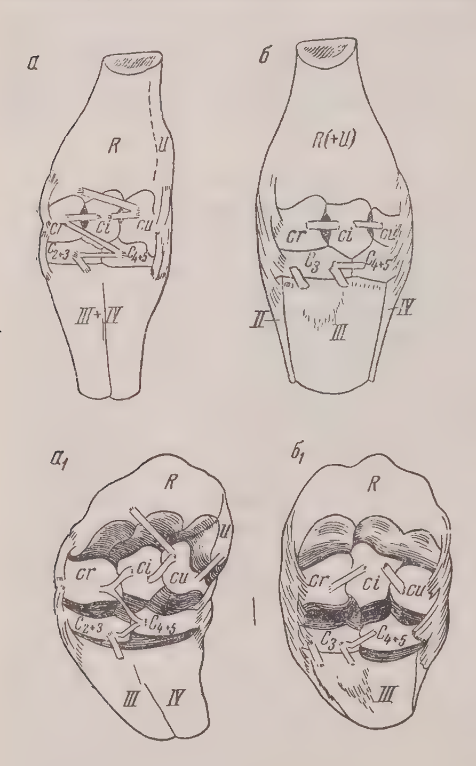


Рис. 2. Запястье быка (a и a_1) и лошади ($б$ и $б_1$), вид спереди
a и $б$ — разогнутое, a_1 и $б_1$ — согнутое (подробные объяснения см. в тексте)

Из изложенного видно, что лошадь, обладающая блоковидным запястьем, очень плохо приспособлена к отдыху в лежачем положении и к легкому вставанию; в то же время парнокопытные приспособлены к этому хорошо. Нападение хищника на лежащую лошадь для нее весьма опасно. Очевидно, поэтому в процессе эволюции конечности лошадь приобрела приспособления, позволяющие ей отдыхать стоя, без затраты мышечной энергии (Манзий, 1952).

Обычно считается, что эти статические приспособления лошадей достаточно хорошо изучены. Наши исследования показали, что эти данные

следует существенно дополнить, разработав вопрос о роли запястья в запирании разогнутой грудной конечности. Нами установлено, что это достигается следующим образом: при опоре лошади на выпрямленную конечность запястье находится в состоянии некоторого переразгибания, и поэтому линия отвеса тяжести тела проходит через передний отдел этого сустава, как бы усиливая его переразгибание до максимального напряжения волярных связок. Так как при этом оси сгибательно-разгибательных движений запястья оказываются расположенными далеко позади от линии отвеса тяжести тела, то никакого сгибания быть не может без перемещения этих осей на один уровень с упомянутой линией. Это легко проверить на живой лошади. Достаточно легкого толчка по задней поверхности запястья стоящего животного, чтобы переместить оси сгибания вперед, а как только они пересекут линию отвеса тяжести тела, произойдет сгибание запястья и конечность выключится из опоры. Выведенное из статики запястье нарушает статику всей конечности.

Каким же образом разогнутое запястье удерживает в таком же положении другие суставы? Это происходит в силу тесной взаимозависимости процессов сгибания трех суставов: плече-лопаточного, локтевого и запястного. При разогнутом запястье мускулы, фиксирующиеся на надмыщелках плечевой кости, и прежде всего весьма богатые сухожильными волокнами m. flexor carpi ulnaris и m. extensor carpi ulnaris, удерживают локтевой сустав в разогнутом состоянии. Вспомогательную роль в этом, как известно, играют физиологический тонус трехглавого мускула плеча и сухожильный тяж между m. biceps brachii и m. extensor carpi radialis, а также «защелкивание» локтевого сустава в разогнутом состоянии коллатеральными связками. Локтевой сустав, зафиксированный в разогнутом состоянии, в свою очередь не дает согнуться плече-лопаточному суставу. Этому препятствует двуглавый мускул плеча, являющийся мускулом-связкой, перебрасывающийся через вершину упомянутого сустава. Вспомогательную роль фиксаторов играют также другие мышцы плечевого сустава и прежде всего предосный мускул.

Из всего сказанного можно заключить:

1. Существует три основных типа суставного рельефа запястья млекопитающих, каждый из которых соответствует определенному типу опоры (стопо-, пальце- или фалангохождению) и определенному характеру движений в данном суставе.

2. Все копытные по характеру суставного рельефа запястья делятся на две группы: для одной из них характерен винтовидный, а для другой — блоковидный рельеф запястья.

3. У животных с винтовидным запястьем таким же винтовидным является локтевой сустав; это значительно помогает им отдыхать лежа и легко подниматься на ноги. Связочный аппарат запястья таких животных постоянно находится в напряжении, способствуя плавности движений в этом суставе.

4. Блоковидные локтевой и запястный суставы лошади обусловили появление в процессе эволюции таких приспособлений, которые позволяют животному отдыхать стоя. Роль запястья в этих приспособлениях сводится главным образом к запиранию конечности в разогнутом состоянии.

В. Количество суставных контактов в запястье

Известно, что запястный сустав, наряду с заплюсневым, является самым сложным в организме млекопитающих. Эта сложность заключается не только в многочисленности костей, формирующих его, но и в большом количестве разноплоскостных суставных контактов между этими костями. В. Г. Касьяненко, на примере заплюсневого сустава, высказал мнение, что количество суставных контактов является лабильным признаком: оно может увеличиваться и уменьшаться, причем последнее происходит в про-

цессе эволюции либо за счет появления новых контактов, либо за счет деления одной фасетки на две и больше. Увеличение числа контактов объясняется усилением обремененности сустава.

При своих исследованиях запястья млекопитающих мы также обратили внимание на этот признак, и наши данные подтверждают мнение В. Г. Касьяненко по этому вопросу. Мы не станем подробно излагать их. Остановимся лишь на тех, которые, как нам кажется, проливают свет на зависимость количества суставных контактов запястья от особенностей локомоторной функции грудных конечностей.

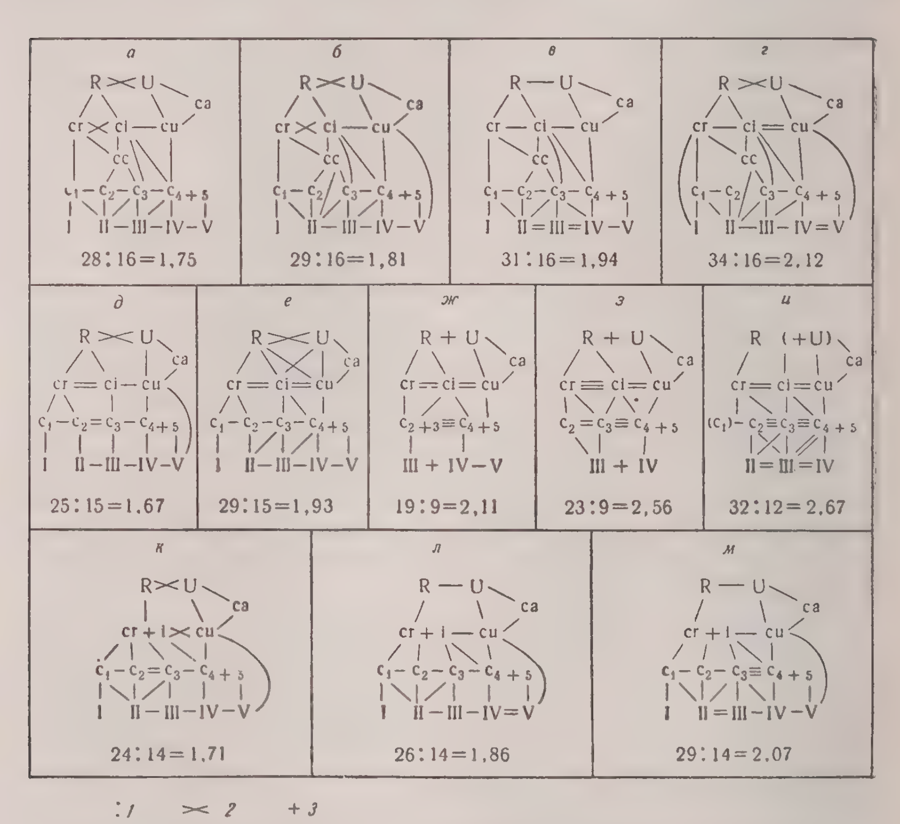


Рис. 3. Таблица сравнительного количества суставных контактов запястья

1 — сочленения, *2* — связочное или хрящевое соединение, *3* — костное сращение; *а* — Desmana moschata, *б* — Talpa europaea, *в* — Simia satyrus, *г* — Lepus europaeus, *д* — Elephas africanus, *е* — Hippopotamus amphiblus, *ж* — Bos taurus, *з* — Camelus bactrianus, *и* — Equus caballus, *к* — Phoca largа, *л* — Ursus arctos, *м* — Canis lupus

Если сопоставить запястье представителей различных групп животных, например из роющих — крота, из роюще-плавающих — выхухоли, из лазающих — орангутанга, а из бегающих — зайца (рис. 3, верхний ряд), то мы увидим, что при одинаковом числе костей (16), формирующих запястье этих животных, число суставных контактов в нем различно, а именно: 28 — у выхухоли, 29 — у крота, 30 — у орангутанга и 34 — у зайца. В то же время и характер обременения конечностей у этих животных весьма различен. У крота, например, конечности выполняют колоссальную однообразную работу (рытье) и притом довольно продолжительную, а число контактов в запястье меньше, чем у обезьян или у зайца, чередующего бег с продолжительным отдыхом. Очевидно, у зайца и обезьян основным является резкое усиление нагрузки на конечности при прыжках или при висении на ветках.

Чтобы обосновать эту мысль, сравним животных, грудные конечности которых являются почти исключительно стато-локомоторными, а именно: слона, бегемота, быка, верблюда и лошадь (рис. 3, средний ряд). Так как запястье каждого из них формируется различным количеством костей, то, разделив число контактов на количество костей, мы получим индекс, удобный для сравнения; у слона при 15 костях и 25 суставных контактах этот индекс будет равен 1,67 (25:15), у бегемота соответственно — 1,93 (29:15), у верблюда — 2,56 (23:9), а у лошади — 2,67 (32:12). Эти данные вполне согласуются с предыдущими и свидетельствуют о том, что нарастание скорости передвижения и резкости испытываемых конечностью толчков влечет за собой увеличение числа суставных контактов запястья. Теперь сопоставим представителей не только с одинаковым количеством костей запястья, как в первом примере, но и родственных по происхождению (хищные), однако с различными образом жизни и способом передвижения, например тюленя (Phoca larga), как представителя плавающих, медведя (Ursus arctos) — стопоходящего и волка (Canis lupus) — пальцеходящего (рис. 3, нижний ряд). У них в запястье по 14 костей, но суставных контактов у первого 24, у второго — 26, у третьего — 29. Мы видим, что и это сопоставление согласуется с предыдущими.

Наконец, сопоставим наилучших бегунов из всех трех перечисленных групп: зайца — из первой, лошадь — из второй и волка — из третьей. У лошади, обладающей большой массой тела и опирающейся на почву твердым копытом, конечности при быстром беге испытывают самые резкие толчки, и у нее мы видим самое большое число суставных контактов (32:12=2,67), за ней идет заяц (34:16=2,12) и, наконец, волк (29:14= = 2,07).

На основании этих данных мы считаем, что разнополостные сочленения в запястье млекопитающих, наряду с другими функциями, являются мощным средством тушения резких толчков и натяжений, испытываемых конечностью. Это вполне согласуется с данными В. Г. Касьяненко о предплюсне лошади.

Г. О рессорности запястья

Известно, что суставы конечности не только обеспечивают подвижность отдельных звеньев относительно друг друга, но и являются рессорными приспособлениями, смягчающими резкие толчки и сотрясения.

Мы при изучении запястного сустава также пытались выяснить роль мускулов, связок, синовии, производных синовиальной оболочки, а также суставного рельефа в рессорности этого сустава млекопитающих. Здесь мы коснемся лишь некоторых из этих вопросов.

Анализ и сопоставление размаха флексорно-экстензорных движений в запястье различных млекопитающих убедительно показывают, что, помимо движений, которые можно назвать свободным качанием, или фазой свободного качания, при расслабленной мускулатуре, имеются еще движения, которые мы предлагаем называть фазами торможения — как в сторону сгибания, так и в сторону разгибания. Это торможение и обеспечивает пружинность, или рессорность, сустава. Обе фазы — переднего и заднего торможения — могут быть разбиты на два периода: период произвольного мышечного торможения и период костно-связочного торможения. Когда конечность обременяется тяжестью тела, происходит разгибание запястья до конца качания; дальнейшее разгибание связано с преодолением мускульного торможения, и, наконец, такое торможение производят связки и скошенные суставные поверхности. Последнее торможение останавливает движение в суставе.

Такое «спускание на тормозах» имеет большое значение для тушения толчков и предотвращает повреждение сустава во время быстрых смен крайнего сгибания крайним разгибанием. Следовательно, мы считаем, что

в основе рессорности лежит способность сустава к постепенному торможению движений в их крайних фазах.

Как же выглядят движения в запястье различных млекопитающих, если принять во внимание упомянутые нами фазы? Прежде всего бросается в глаза, что общая дуга флексо-экстенсорных движений в запястье меньше всего у представителей китообразных; несколько больше она у ластоногих и роющих форм; далее следуют стопоходящие, потом пальцеходящие, и максимального размаха движения достигают у копытных — у некоторых из них дуга движений равна 200° и больше (верблюды), т. е. метаподий при сгибании не только вплотную прилегает к предплечью, но и заходит дальше, минуя его.

Очевидно, построенный нами сравнительно-анатомический ряд в какой-то мере сходен с тем, который образовали в процессе эволюции копытные в отношении увеличения общей дуги движения. За счет какой же фазы происходит это увеличение? Оказывается, за счет фазы свободного качания; фазы же торможения в это время даже укорачиваются. Так, у китообразных вся дуга движения в запястье измеряется 10—15° и состоит из переднего и заднего торможений, а свободное качание отсутствует вовсе, так как между костями запястья нет суставов, а есть хрящевое сращение, обеспечивающее только гибкость. Лишь небольшая фаза свободного качания имеется у ластоногих и роющих, зато фаза торможения, особенно периоды мускульного торможения, у них еще весьма велики. У пальцеходящих дуга движений равна 120—150°, но фазы торможения относительно очень малы, и это сокращение их произошло за счет уменьшения периода мышечного торможения. Наконец, у копытных животных при расслабленной мускулатуре конечности качание в суставе возможно в тех же пределах, в каких оно вызывается усилиями мускулов. Следовательно, фазы торможения у этих животных состоят почти исключительно из периодов костно-связочного торможения.

Итак, мы видим, что фазы торможения укорачивались с переходом животных от плавания к хождению и быстрому бегу. Не уменьшается ли от этого пружинность запястья? Нет, ибо самое торможение становится настолько совершенным, что достаточно и короткой фазы его, чтобы затормозить и остановить движение в суставе. Такое совершенствование вызывается не только резкими толчками, но и степенью обременения загруженной конечности. У китообразных пружинность или гибкость кисти в запястье обеспечивается синхондрозом, и этого вполне достаточно, поскольку плавники никогда не обременяются тяжестью тела по вертикали. Более резкие толчки и сжатия по вертикали испытывают конечности Pinnipedia и землероев, периодически используемые животными для хождения. Здесь на смену хрящу приходят мускулы и связочный аппарат. Значение мускулов и связок еще больше возрастает в запястье стопоходящих, у которых нагрузка на конечности увеличивается. У пальцеходящих, помимо связок и мускулов, в торможении движений важную роль играют костные отвороты, переходящие в упоры, а также замковой тип сочленений. Наконец, у копытных, конечности которых испытывают не только резкие толчки, но и продолжительно выдерживают большую тяжесть тела, торможение в запястье происходит исключительно при помощи мощных связок в сочетании с костными суставными упорами. Роль таких упоров играют передние плоские отделы предплечье-запястного и межзапястного суставов и уплощенный запястно-пястный сустав.

Конечно, для наглядности мы несколько схематизировали анализ дуги движений и процесса торможения. Однако это упрощение заметно не меняет сущности излагаемого вопроса. Можно сделать вывод, что в основе рессорных свойств запястья млекопитающих лежит способность этого сустава постепенно тормозить движение в крайних фазах. По мере совершенствования конечностей как стато-локомоторных органов происходит изменение характера тормозных приспособлений: на смену хрящевой тка-

ни приходят мышцы, затем связки и, наконец, костные выросты и уплощения суставных поверхностей. Такие преобразования позволяют производить надежное торможение движений на небольшом отрезке пути.

Выводы

1. Приспособительные изменения запястья млекопитающих в процессе эволюции далеко не всегда происходят за счет изменения количества костей данного сустава. Число их является более консервативным признаком запястья, чем другие его особенности, и может быть использовано в качестве вспомогательного средства для уточнения родственности происхождения животных.

2. Приспособительная перестройка скелета запястья всегда осуществляется параллельно изменениям формы костей и характера их сочленения. Существуют три основных типа суставного рельефа запястья, каждый из которых отвечает определенному типу опоры и характеру подвижности кисти. Внутри каждого из этих типов можно выделить ряд подтипов, обусловленных особенностями рабочих функций конечности (рытьем, плаванием, лазанием и др.).

3. Наряду с изменением характера суставного рельефа, происходят и изменения количества суставных контактов между костями запястья. Факторами, способствующими увеличению количества разноплоскостных суставных контактов в запястье, являются, в частности, резкие толчки и противоудары.

4. Запястье млекопитающих обладает значительной рессорной функцией. В основе ее лежит постепенное торможение движений в суставе в их крайних фазах. Главными этапами эволюции тормозных приспособлений были хрящевое, мускульное, связочное и, наконец, костное торможение.

Литература

Догель В. А., 1954. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных, Л.

Дружинин А. Н., 1951. Основные этапы эволюционного развития парных конечностей четвероногих, Тр. V Всесоюз. съезда анат., гистол. и эмбриол., Медгиз.

Касьяненко В. Г., 1953. Частная физиология органов движения млекопитающих как одна из актуальных проблем сравнительной морфологии, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 4. — 1956. О путях и факторах формирования суставного рельефа конечностей млекопитающих. Тезисы докл. II Украинск. конференции морфол., Харьков.

Ковалевский В. О., 1874. Палеонтология лошади (цит. по изд. 1948 г., М.).

Лесгафт П. Ф., 1897. О различных типах конечностей млекопитающих, Изв. СПб. биол. лабор., т. II, вып. 1.

Линдеман К. Э., 1899. Основы сравнительной анатомии позвоночных, СПб.

Манзий С. Ф., 1950. Центральна кістка як важливий функціональний компонент зап'ястя деяких ссавців, Тр. Ін-ту зоол. АН УССР, т. III.—1950а. Загальні принципи будови і функції кисті деяких комаходіних, гризунів та хижих, там же. — 1951. Praepollex млекопитающих в свете эволюции их кисти, там же, т. V. — 1952. Запястье некоторых Selenodontia, его строение и функция, там же, т. IX. — 1952а. До питання про походження плоских горизонтальних зчленувань в зап'ясті копитних, Доп. АН УРСР, № 4.—1952б. Роль зап'ястя в статиці грудних кінцівок деяких копитних там же, № 6.—1953. Вопросы эволюции кисти млекопитающих, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 4.—1954. Функциональный анализ запястья непарнокопытных (Perissodactyla), Тр. Ин-та зоол. АН УССР, т. XI. — 1956. Запястный сустав млекопитающих в свете эволюции и функции их грудных конечностей, Тезисы докл. II Украинск. конференции морфол., Харьков.

Северцов А. Н., 1908. Происхождение и эволюция конечностей (цит. по изд. 1950 г., М.—Л.).

Страхов Н., 1857. О костях запястья млекопитающих, СПб.

Bardeleben K., 1886. Zur Morphologie des Hand- und Fussskeletts, Jen. Zeitschr. Naturwissensch., Bd. XIX.

Blainville H. M. D., 1864. Ostéographie ou description iconographique comparée du squelette et du système dentaire des mammifères récents et fossiles, Paris.

Bronn H. G., 1900. Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Leipzig.

Fick R., 1921. Über die Entstehung der Gelenkformen mit Tierversuchen, Abhandl. d. Preussischen Akad. d. Wissensch., Nr. 2.

Gegenbaur C., 1876. Zur Morphologie der Gliedmassen der Wirbeltiere, Morphol. Jb., Bd. 2.

Howell A. B., 1935. The primitive carpus, J. Morphol., vol. 57.
Maier O., 1930. Zur Frage der Entstehung der Gelenkformen, Anat. Anz., Bd. 70.
Rabl C., 1901. Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten, Zschr. f. wissensch. Zool., Bd. 70, Nr. 3.

ON THE ADAPTIVE RECONSTRUCTION OF THE MAMMALIAN CARPUS IN THE EVOLUTION

S. F. MANZY

Section of Comparative Morphology, Institute of Zoology of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR

Summary

In the course of the study of the carpus in 188 species of recent and relic mammals the author tried to elucidate a number of problems of the historical transformations of this joint. It was stated, that nine groups may be found in mammals by the quantity of the carpal bones and the type of their fusion. Each of these groups unites animals closely related by their origin, but differing in the type of stepping (planti-, digity- and phalangigrade), and by the character of the working function of the extremity (digging, swimming, climbing, running etc.). Along with this the animals possessing identical type of stepping and a similar working function may have a different number of the carpal bones. The number of the carpal bones has presumably a rather conservative character and may be applied to find out ties of relationship.

The jointal relief of the carpus possesses a great plasticity, therefore the character of its structure is closely correlated with the type of stepping and working function of the extremity. Three types of such a relief are described in the presented paper. It is shown, in particular, that the spiral relief of the elbow joint corresponds to the spiral relief of the two proximal carpal storeis in the representatives of Pecora and Nonruminantia, therefore the flexion in the elbow is accompanied by the abduction and supination, whereas the flexion in the carpus — with the adduction and pronation of the carpus. This affects both the locomotory function of the toracal extremity and the interarrangement of the links of the extremity bent when the animal is lying, which facilitates the rising of the animal. Besides, this correlation secures the permanently even tension of the carpal ligaments, making its movement smooth.

In the other Ungulata both of the above joints are block-like, and their movements take place in the sagittal plane.

It is shown, that the number of the jointal contacts in different planes between the carpal bones increases in the process of the extremity evolution towards the rapid running and climbing the trees.

Assuming the spring-like action of the carpus to be one of its most important functions, the adjustments securing this character were studied. The author thinks this spring-like action to be based on the ability of the joint to brake the movements in their extreme phases. The movement amplitude in the joint has therefore to be divided in three phases: swaying, anterior brake and pasterior brake. The two latter phases are divided in two periods: muscular brake and bone-ligament brake. It is stated, that the swaying phase was increased whereas both brake phases were shortened on the account of the muscular brake, and the bone-ligament brakes were improved during the process of evolution. The principal brake adjustments in different animals are the following: synchondrose of the carpal bones (Cetacea); muscles (Pinnipedia and digging forms); muscles and ligaments (plantigrade); ligament and bone flaps transiting to stepping facets, as well as the wedges and grooves combined with the strong ligaments (Ungulata).

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVI | 1957 | ВЫП. 1

ОБ УСТОЙЧИВОСТИ ХАРАКТЕРНОГО ДЛЯ ВИДА ТИПА ПРОПОРЦИЙ ТЕЛА

(К ВОПРОСУ О ПРИСПОСОБИТЕЛЬНОЙ РОЛИ ПРОЯВЛЕНИЙ «НЕОПРЕДЕЛЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ»)

Я. Я. РОГИНСКИЙ

Биолого-почвенный факультет Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

Многими антропологическими исследованиями показано, что каждый абсолютный размер человеческого тела и каждое соотношение размеров характеризуются некоторой величиной индивидуальной изменчивости, типичной для данного размера или соотношения размеров. Так, например, известно, что коэффициент вариации длины стопы меньше, чем ширины кисти и т. п. Аналогичные выводы были получены в результате краниологических исследований человека и многих видов млекопитающих.

С другой стороны, вполне понятно, что величина изменчивости не безразлична для вида и что некоторые соотношения размеров не могут проявлять высокую степень изменчивости без серьезного ущерба для популяции. Таковы, например, соотношения, обеспечивающие тот или иной тип локомоции животного. Эти факты заставляют задуматься над следующим вопросом: не обладают ли пропорции тела, имеющие особенно большое значение для жизненно важных движений, малыми коэффициентами вариации? Ответ на этот вопрос интересен для суждения о природе так называемой неопределенной изменчивости. Остановимся на нескольких примерах.

1. Соотношение длин передних и задних конечностей

Нормальная локомоция тех наземных позвоночных, которые при беге или ходьбе опираются на четыре конечности, очевидно, немыслима при резком удлинении или укорочении передней или задней пары конечностей. Брахиация антропоморфных обезьян требует очень большого интермембрального индекса, прыгающий тип движений тушканчика, наоборот, — малой его величины. В случае большого коэффициента вариации этого индекса очень большой процент популяции вида оказался бы нежизнеспособным, что не могло бы не отразиться губительным образом на судьбе вида в целом.

Каким требованиям должны отвечать изменчивость отдельных элементов тела и их связь между собой, чтобы соотношение данных элементов колебалось у разных индивидов в достаточно тесных пределах?

С математической точки зрения легко доказать, что коэффициент вариации индекса приближается к нулю в том случае, когда коэффициент корреляции между числителем и знаменателем индекса приближается к плюс единице и когда коэффициенты вариации числителя и знаменателя близки друг к другу по своей величине. Вывод этого положения может

быть сделан при помощи анализа варианcы индекса (Рогинский, 1954). Можно для той же цели использовать анализ условий неизменности индекса, проделанный В. В. Бунаком (1937), который указал, что индекс остается постоянным только в том случае, когда его средняя выражается той же величиной, что и коэффициент регрессии. Условием неизменности индекса является равенство

$$\frac{M_x}{M_y} = R = r_{xy} \cdot \frac{\sigma_x}{\sigma_y};$$

но

$$\sigma_x = \frac{v_x \cdot M_x}{100} \quad \text{и} \quad \sigma_y = \frac{v_y \cdot M_y}{100};$$

отсюда

$$\frac{M_x}{M_y} = r_{xy} \cdot \frac{M_x}{M_y} \cdot \frac{v_x}{v_y}.$$

Однако это равенство справедливо только при условии $r_{xy} = 1$ и $v_x = v_y$. Следовательно, индекс $\frac{M_x}{M_y}$ сохраняет постоянство лишь при соблюдении этого условия. (M_x и M_y — средние арифметические; R — коэффициент регрессии; σ_x и σ_y — средние квадратические уклонения: v_x и v_y — коэффициенты вариации; r_{xy} — коэффициент корреляции между x и y).

Как осуществляются эти условия в действительности?

По материалам В. В. Бунака (1937), коэффициент корреляции длины руки с длиной ноги очень высок; он варьирует в четырех группах от 0,718 до 0,824. По данным того же автора, коэффициент вариации длины руки в среднем по пяти группам равен 4,59, а коэффициент вариации длины ноги — 4,82. Сочетание сходной изменчивости обоих размеров, с высокой корреляцией между ними, обеспечивает высокую устойчивость интермембрального индекса, выражающуюся в очень малом коэффициенте вариации. Так как измерения на живых объектах менее точны, чем на скелетах, и к тому же неодинаково точны для ноги и руки, приведем некоторые дополнительные данные по костным материалам. Коэффициенты вариации длины бедренной и плечевой костей (по Мюнтеру) оказались равными 5,35 и 5,02. Коэффициент корреляции между длинами обеих костей (по Уоррену) составляет в среднем 0,8446. Коэффициенты вариации большеберцовой и лучевой костей (по Мюнтеру) равны 5,59 и 5,36. Коэффициент корреляции между ними (по Уоррену) — 0,8091. Коэффициент вариации интермембрального индекса на скелетном материале оказался, естественно, очень малым — 2,64 (A. Schultz, 1937).

Какие морфологические условия сделали возможным это явление, т. е. сходную изменчивость верхних и нижних конечностей и их тесную связь? Руки и ноги происходят от гомологичных передних и задних конечностей низших позвоночных. При всех огромных различиях в своем морфологическом строении, руки и ноги сохранили много следов древней гомологии. По-видимому, эта гомология весьма сильно проявляется в сходстве коэффициентов вариации и в большой положительной корреляции обоих компонентов. Затрагивая еще более глубокое прошлое, следует вспомнить о многочисленных данных, говорящих в пользу происхождения парных плавников из непрерывных кожных боковых складок, представлявших собой результат разрастания брюшной поверхности тела по бокам.

Напомню о том значении, которое Дарвин придавал изучению коррелятивной изменчивости гомологичных частей, в частности передних и задних конечностей.

2. Соотношение длин пальцев кисти

Теория происхождения конечностей наземных позвоночных из парных плавников рыб, получившая блестящее подтверждение в строении скелета

плавника кистеперых рыб Eusthenopteron и Sauripterus, рассматривает пальцы кистей и стоп наземных позвоночных как элементы метамерной структуры. Исследования изменчивости и корреляции пальцев (Пирсон и Уайтли) показали, что длины пяти пальцев, как и длины отдельных элементов их, связаны между собой очень высокой корреляцией и многие коэффициенты даже больше, чем те, которые были получены для длины больших трубчатых костей скелета. Довольно сходными оказались коэффициенты вариации: у пястных костей (начиная с первой и далее по порядку) они таковы: 6,78; 5,71; 5,50; 5,49; 5,73, у проксимальных фаланг: 6,51; 5,81; 5,42; 6,01; 6,27. По данным Д. Т. Рохлина, полученным путем точного измерения на рентгенограммах, мною были вычислены коэффициенты вариации длины пястных костей у юношей и девушек. У первых получился ряд от 6,0 до 6,8, у вторых — от 4,5 до 5,9, причем различия между коэффициентами по разным лучам оказались статистически нереальными[1]. Эти особенности изменчивости лучей кисти и их элементов обеспечивает относительную неизменность их отношений, что, очевидно, необходимо для нормальных движений кисти.

3. Прикус

Понятно, что огромное жизненное значение имеет сохранение нормального прикуса, для чего верхний и нижний зубной ряды должны варьировать как по длине, так и по ширине сходным образом. Хотя, начиная с костистых рыб, верхние и нижние челюсти образуются из вторичных покровных костей, но, по всей вероятности, в характере изменчивости еще дает о себе знать древнее происхождение первичных челюстей из висцерального аппарата; как известно, считают, что челюстная дуга, состоящая из нёбно-квадратного и меккелева хрящей, является третьей висцеральной дугой (у акуловых рыб).

Мне неизвестны исследования по связи между основными размерами верхнего и нижнего зубных рядов. Однако большая редкость сколько-нибудь резких отступлений от нормального прикуса не оставляет сомнения в том, что соотношения названных размеров весьма постоянны.

4. Диаметры суставных поверхностей плечевой кости

Изучение вариации диаметров головки плечевой кости человека показало, что коэффициент корреляции между сагиттальным и поперечным диаметрами головки очень велик: на левой кости — 0,91, на правой — 0,90 — и что коэффициенты вариации обоих диаметров сходны, а именно: у поперечного диаметра головки на левой кости — 7,3, на правой — 8,83, а у сагиттального — 8,50 и 9,25. Таким образом, широтно-сагиттальный указатель головки плеча сохраняет при изменениях его размеров более или менее постоянную величину, что очень важно для нормальных движений в трехосном шаровом сочленении. Если в основе механизмов изменчивости пропорции конечностей и соотношений зубных дуг лежат в конечном итоге явления метамерии, то для объяснения постоянства формы суставной поверхности головки плеча следует, очевидно, искать иных причин. Возможно, что правильная шаровидная форма сустава отражает древние закономерности равномерного роста кости по разным радиусам. Следует учитывать, что форма суставов вообще зависит от многих факторов, среди которых очень важное значение имеют движения костей, действия мышц, опорные функции конечностей, вес тела и т. д. В некоторых исследованиях было показано, что у новорожденных щенят суставная поверхность головки плечевой кости более выпукла, а суставная по-

[1] Например, максимальная разница на женской серии из 30 кистей равна 5,9 минус 4,5, т. е. 1,4. [illegible] = 4,5 : 7,75 = 0,58; 0,58 × 3 = 1,74. Разница (1,4) меньше утроенной ошибки (1,74).

верхность головки бедренной кости более шаровидна, чем у взрослой собаки. Кроме того, оказалось, что у щенка, помещенного в 12-дневном возрасте с целью выключения опоры в специальный гамачок, суставные поверхности головки плечевой и бедренной костей сохранили более шаровидную форму поверхности, чем у контрольных щенят из того же помета (Данилова, 1954).

Итак, показатели изменчивости индексов, строго определенный размер которых полезен для вида, оказались очень малыми. Мы познакомились, таким образом, с особым, своеобразным использованием организмами своей метамерии, или общности закладок разных органов, или явлений радиально-симметричного роста и т. п. для выработки условий согласованной изменчивости частей. Речь идет в данном случае об адаптациях особого рода, а именно о системах, обеспечивающих относительное постоянство пропорций при помощи древних механизмов онтогенетического развития.

В процессе морфологической эволюции происходит глубокая перестройка органов, осуществляется расхождение признаков, причем иногда признаков, очень мало изменчивых в пределах вида. В противоположность этой исторической изменчивости, которая приводит к появлению новых видов, родов, семейств и т. д., внутривидовая изменчивость не преодолевает тех «инерций», которые порождены метамерией, симметрией и которые проявляются в том, что коэффициенты вариации метамерных элементов сходны, а коэффициенты корреляции между ними велики. Когда вид оказывается, в силу тех или иных условий, неспособным сломать эти ограничения, наложенные на него древними механизмами развития, мы встречаемся с частным примером того явления, которое В. О. Ковалевский называл «инадаптивной эволюцией». Однако эти древние механизмы оказываются весьма адаптивными для целей стабилизации формы, для сохранения вида как устойчивого типа, сохраняющего свои пропорции в процессе индивидуальной внутривидовой изменчивости.

Используются ли метамерия и симметрия только в качестве средства стабилизации индексов? Легко понять, что сама стабилизация одних индексов ведет логически неизбежно к изменению других. Так, большая корреляция длины бедренной кости с длиной костей голени приводит к устойчивости индекса, выражающего их соотношение. Но эта же корреляция является источником увеличения коэффициента вариации суммы этих сегментов, т. е. всей длины ноги в целом. Вследствие этого нога по своей длине более изменчива, чем «рост сидя» или «длина корпуса». Вследствие этого высокорослые люди обладают относительно более длинными ногами, чем люди малого роста. Эта закономерность, известная уже очень давно, не безразлична с точки зрения механики движения человеческого тела. Однако значение относительной длинноногости и длиннорукости высоких людей, по всей вероятности, является многосторонним и не может быть оценено как вообще полезное или вредное в механическом отношении.

Удлинение конечностей выгодно в том смысле, что оно обеспечивает более широкий размах движений основных рычагов тела. Однако оно приводит и к некоторым отрицательным явлениям. Например, удлинение трубчатых костей, при неизменном поперечнике, делает их менее прочными. Кроме того, оно увеличивает вес этих костей, удаляет центр тяжести костей от точек опоры и удлиняет протяженность пути, который совершает поднимаемая конечность, что в совокупности резко увеличивает нагрузку при поднятии конечности, имеющей удлиненные пропорции. Частично этот проигрыш в силе компенсируется тем, что удлинение трубчатых костей в n раз приводит к пропорциональному увеличению не только массы этих костей, но также и их боковой поверхности в n раз. Но увеличение боковой поверхности дает возможность для увеличения объема тех многочисленных мышц, которые приращены на ее большом протяжении (на

плечевой кости — такова, например, средняя головка трехглавой мышцы, на бедренной кости — средняя широкая мышца, внутренняя и наружная широкие мышцы и т. п.). Очевидно, что в этом отношении большая — по сравнению с длиной — толщина костей с точки зрения динамических функций конечностей менее выгодна, так как с увеличением поперечного сечения кости ее объем, а следовательно, и вес увеличиваются значительно больше, чем поверхность. Таким образом, при необходимости совершать движения широкого размаха выгодно иметь длинные и нетолстые кости конечностей. С этой точки зрения была бы невыгодной очень высокая корреляция поперечников кости с ее длиной. Нами были получены на 58 правых плечевых костях человека коэффициенты корреляции длины кости с сагиттальным диаметром диафаза 0,371 и поперечным диаметром — 0,633. Соответствующие цифры для 56 левых костей — 0,550 и 0,548. Хотя в этом случае положительная связь статистически достоверна, однако она гораздо меньше, чем таковая между длинами трубчатых костей. Если бы связь между длиной и толщиной была велика, это привело бы к тому, что рычаги, будучи и длинными и толстыми, требовали бы большего дополнительного усилия при работе.

Таким образом, не очень большая внутригрупповая корреляция толщины и длины трубчатых костей руки в какой-то степени автоматически препятствует возникновению чрезмерно массивных костей при их удлинении[2].

Как известно, внутригрупповая и межгрупповая изменчивость как абсолютных размеров, так и их соотношений может быть весьма различной, в особенности при сопоставлении крупных систематических единиц, как роды, семейства, отряды и т. д. Это несоответствие имеет место и для рассматриваемых здесь индексов.

Интермембральный указатель, несмотря на его очень маленький коэффициент вариации, чрезвычайно резко различается в разных семействах отряда приматов: от 54.5 у долгопята до 149 — у симфаланга. Это значит, что при удлинении одной пары конечностей — передней или задней — другая пара может не только увеличиться в процессе исторического развития, но даже уменьшиться по своей длине, в противоречии с внутригрупповыми закономерностями. Наоборот, если проследить по разным группам отряда приматов индекс массивности трубчатых костей, то легко убедиться, что роды, обладающие наиболее длинными костями, суть в то же время и наиболее тонкокостные.

Так, сопоставление разных родов приматов (по A. Schultz, 1953) показывает гораздо бóльшую относительную утонченность костей верхней конечности у родов с длинными руками. У галаго длина предплечья с плечом в процентах от длины туловища равна 70,8; средняя величина окружности середины диафиза, полученная в результате измерения плечевой, локтевой и лучевой костей в процентах от длины кости составляет — 24,6. У сростнопала длина руки — 187,2; индекс окружности диафизов — 10,2. Таким образом, в ряду приматов характер связи длины костей руки с индексом массивности такой же, как и в пределах вида. Нарушение этой внутригрупповой закономерности в процессе формирования видов, родов, семейств приматов, т. е. появление групп, сочетающих большую длину руки с большой толщиной ее костей, было бы невыгодным для любого рода движений руки. Естественный отбор устранял бы такие формы. Поэтому межгрупповая корреляция сохраняет закономерности внутригрупповой, не вступает с ними в противоречия. Наоборот, соотношение длины передних и задних конечностей должно быть резко различным при разных типах локомоции. Неудивительно, что направление внутригрупповых свя-

---

[2] Вопрос о соотношении толщины кости и ее длины при *статической* нагрузке выходит за рамки данной работы. Механические требования, предъявляемые к кости несущей в большой степени опорную функцию, конечно, совсем иные.

зей оказалось в этом случае нарушенным и возникли разные сочетания длин этих гомологичных органов.

В заключение следует прибавить, что как бы ни была мала изменчивость индексов, она, конечно, никогда не бывает и не может быть равной нулю.

Кроме того, необходимо подчеркнуть относительный характер той приспособительной изменчивости, о которой здесь шла речь. Так, например, тонкий тип строения костей соответствует способу локомоции гиббонов, однако он ведет к большой частоте переломов. Шульц на 233 скелетах гиббонов нашел следы 115 заживших переломов, что составляет огромную процентную величину — 49,4 % (A. Schultz, 1944).

Факты, приведенные в этой работе, показывают, что адаптивный характер проявлений «неопределенной изменчивости» вполне согласуется с идеями Дарвина о проблеме органической целесообразности. Есть все основания думать, что закономерности изменчивости пропорций тела приобрели приспособительное значение в процессе эволюции под влиянием естественного отбора, который действовал как сила, не только направляющая развитие новых форм организмов, но и регулирующая их «неопределенную изменчивость».

Выводы

1. Характерные для вида пропорции тела (индексы), сильное уклонение от которых невыгодно для вида, обладают малыми коэффициентами вариации.

2. Малая величина вариации этих индексов достигается на основе закономерностей изменчивости гомологичных органов или путем использования сходных закономерностей.

3. Внутригрупповые связи между размерами конечностей нарушаются или сохраняются в процессе эволюции видов в зависимости от приспособления к тем или иным способам движения.

4. Приспособительный характер рассмотренных здесь проявлений «неопределенной изменчивости» вполне объясним с позиций учения Дарвина о происхождении органической целесообразности в результате действия отбора.

Литература

Алпатов В. В. и Бошко-Степаненко А. М., 1928. Variation and correlation in serially situated organs in insects, fishes and birds, Amer. Naturalist, vol. LXII, No. 682.

Бунак В. В., 1937. Опыт типологии пропорций тела и стандартизации главных антропометрических размеров, Уч. зап. МГУ, Антропология, вып. 10.

Данилова Е. И., 1954. К методике сравнительно-анатомического изучения рельефа суставных поверхностей, Тр. Ин-та зоол. АН УССР, т. XI.

Дарвин Ч., 1941. Изменение животных и растений в домашнем состоянии (под ред. К. А. Тимирязева), М.—Л.

Рогинский Я. Я., 1954. Величина изменчивости измерительных признаков черепа и некоторые закономерности их корреляции у человека, Уч. зап. МГУ, вып. 166, Тр. Н.-иссл. ин-та антропол.

Северцов А. Н., 1939. Морфологические закономерности эволюции, М.—Л.

Шмальгаузен И. И., 1942. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии, М.—Л.

Штефко В. Г., 1947. Возрастная остеология, М.—Л.

Schultz A., 1937. Proportions, variability and asymmetries of the long bones of the limbs and the clavicles in man and apes, Human Biol., vol. 9, No. 3.—1944. Age changes and variability in gibbons, Amer. J. Physical. Anthropol., vol. 2, N. S., No. 1.—1953. The relative thickness of the long bones and the vertebrae in primates, ibidem, vol. 11, N. S., No. 3.

Warren E., 1897. An investigation on the variability of the human skeleton with special reference to the Naquada race discovered by Proffessor Flinders Petrie in his explorations in Egypt, Proc. Roy. Soc. London, vol. LXI, No. 376.

ON THE STABILITY OF THE TYPE OF THE BODY PROPORTIONS CHARACTERISTIC TO A SPECIES

(CONTRIBUTION TO THE ADAPTIVE ROLE OF THE MANIFESTATION OF THE «INDEFINITE VARIABILITY»)

J. J. ROGINSKY

Biological-Pedological Faculty of the Moscow State University

Summary

Each absolute dimension of the body and each index are known to possess certain typical magnitude of the individual variability. The larger is the coefficient of correlation between A and B and the more alike are the coefficients of variation A and B by their magnitude, the less is the coefficient of variation of the index $\frac{A}{B}$. The magnitude of the individual variability is not indifferent to a species. Certain size ratios cannot display the high degree of variability without a serious damage to the population. Now, a question arises, whether the proportions of the body, playing a particularly great role for the vitally important locomotions, have small coefficients of variation.

It appears to be just the cause, which may be seen on the example of a very small individual variability of the intermembral index, indices of the finger length, the ratio of the size of the upper to that of the lower dental row etc. The small coefficients of variation rise in the above instances on the base of the alike variability of the homologous and serial organs. These facts show the adaptation of a peculiar kind, namely, the adjustments providing the relative stability of the proportions of the body (important to the normal existence of a species) by means of ancient mechanisms of the ontogenetic developments. It is reasonable to assume, that the regularities of the individual variability of the proportions of the body have acquired the adaptive significance in the process of evolution under the effect of the natural selection, which acted as a force not only directing the development of the new forms of the organisms but also controlling their «indefinite variability».

ХРОНИКА И ИНФОРМАЦИЯ

ИНСТИТУТ МОРЕВЕДЕНИЯ В КИЛЕ

Летом 1956 г. мне довелось побывать в Киле (Западная Германия) и ознакомиться с Институтом мореведения Кильского университета (Institut für Meereskunde der Universität, Kiel) (рис. 1). Этот институт был основан в 1937 г. известным зоологом Ремане (A. Remane) и крупным океанографом — гидрохимиком Ваттенбергом (H. Wattenberg). Местоположение Института мореведения очень выигрышное — он находится почти на самом берегу Кильской бухты (всего в 500 *м* от нее). В 1949 г. возобновилось издание трудов института («Kieler Meeresforschungen»).

Директором института в настоящее время является снискавший себе известность работами по гидрологии Атлантического океана проф. Вюст (G. Wüst), который одновременно заведует и океанографическим отделением института.

Институт ведет регулярные работы в Бельтах и Кильской бухте, где солоноватые воды Балтийского моря непосредственно сталкиваются с океаническими водами Северного моря, и в связи с этим наблюдаются все постепенные переходы в составе фауны и флоры — от типичной морской до солоноватоводной. Своеобразные условия этого района дают весьма благодатный материал не только для океанологических (изучения пульсаций водных масс), но и для биологических исследований, в особенности для изучения физиологии отдельных видов и вопросов биологической продуктивности, что и обусловливает собой общий профиль работ института. Основное направление биологических работ — экспериментальное.



Рис. 1. Здание Института мореведения Кильского университета

Ботаническим отделением института заведует проф. Гофман (C. Hoffmann). Исследования ведутся в основном в области физиологии растений и приспособления их к условиям жизни в солоноватой воде, а также по биохимии (круговорот азотистых веществ,

ферменты) и физиологии растительной клетки. Зоологическим отделением заведует проф. Шлипер (C. Schlieper), один из видных исследователей эстуарной фауны, работавший в течение многих лет по вопросам физиологической экологии морских и солоноватоводных животных. В его лаборатории ведутся работы по изучению механизма приспособления организмов к длительному воздействию изменившихся внешних условий (температуры и солености). Работы по фаунистике и систематике почти не ведутся. Объектом работ отделения биологии рыб и рыбоводства [заведующие — проф. Кендлер (R. Kändler)] служат местные породы рыб, их размножение, питание, темпы роста, изменение расового состава и пр.

В составе института имеется отдельная химико-плактонная лаборатория, возглавляемая проф. Крейем (J. Krey). Работы лаборатории концентрируются вокруг двух вопросов — количественно-экологических исследований состава планктона и изучения его биологической продуктивности.



Рис. 2. Исследовательское судно Института мореведения — куттер «Südfall»

Уместно сказать несколько слов об аквариальных установках. В подвальном помещении института оборудована серия отдельных аквариумов, расположенных ступенчато — один над другим, что позволяет весьма экономно расходовать воду. Перед поступлением в новый аквариум вода дополнительно насыщается кислородом через краны со сжатым воздухом. Водоемы выстланы белым, черным и желто красным кафелем, что позволяет производить наблюдения над приспособлением животных к разным субстратам. Для экспериментальных работ имеются три изотермические комнаты, каждая с отдельным аквариумом, в которых искусственно поддерживается определенная температура (5 и 10° и от 15 до 20°). Отработанная вода восстанавливается в отстойнике — бетонном бассейне общей емкостью в 14 $м^3$, откуда она по трубам через песчаный фильтр вновь поступает в аквариумы. В установках используется естественная вода, привезенная из залива (соленостью около 15‰). Столь хорошо оборудованные аквариальные позволяют вести широкие экспериментальные исследования, доминирующие в общем направлении работ института.

При институте имеется ряд вспомогательных лабораторий (мастерские, фотографическая лаборатория, весовая, разборочная и пр), а также несколько комнат для приезжих специалистов. В институте постоянно работают специалисты не только из Западной Германии, но и из других стран. Есть хорошая библиотека, аудитория для общих занятий.

Все работы в море ведутся с небольшого, но хорошо приспособленного для исследовательских целей деревянного куттера «Südfall», водоизмещением около 100 *т* (рис. 2). Длина судна — 24,5 *м*, ширина — 6,4 *м*, максимальная скорость — 9 узлов. Рабочие лабораторные места совмещены с кают-компанией. Команда судна — четыре человека. Рейсы обычно специализированные.

П. В. Ушаков

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. «Зоологический журнал» печатает статьи, являющиеся результатом научных исследований по всем разделам теоретической и практической зоологии. Особое внимание журнал уделяет зоологическим проблемам, связанным с сельским хозяйством и здравоохранением, а также с вопросами рыбного и пушного хозяйства.

2. Статьи не должны превышать 1 авт. листа (40 000 знаков, включая в этот объем таблицы, рисунки и список цитированной литературы).

3. Детально история вопроса излагаться не должна. Во введении нужно лишь дать краткую картину состояния вопроса к моменту сдачи статьи в печать.

4. Изложение желательно вести по следующим пунктам: 1. Введение. Постановка вопроса и его положение в литературе.—2. Методика и материалы.—3. Описание оригинальных наблюдений или опытов. — 4. Обсуждение полученных данных. — 5. Выводы, в виде сжато изложенных параграфов. — 6. Список литературы.

5. Рукописи должны быть переписаны на машинке на одной стороне листа. Страницы должны быть пронумерованы. В заголовке статьи следует указать, откуда она исходит. Должны быть приложены точный адрес и имя и отчество автора.

6. Латинский текст среди русского вписывается или на машинке, или от руки, разборчивым (печатного типа) почерком.

7. Никакие сокращения слов, имен, названий, как правило, не допускаются. Допускаются лишь общепринятые сокращения — мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п.

8. Цифровые материалы надо, по возможности, выносить в сводные таблицы. Каждая таблица должна иметь свой порядковый номер и заглавие, указывающее на ее содержание. Сырой статистический материал не печатается.

9. Диаграммы не должны дублировать данных, приведенных в таблицах. Каждый рисунок должен быть подклеен на особый лист бумаги с полями, на которых должны быть обозначены: автор, название статьи и номер рисунка.

10. Иллюстрации (рисунки, диаграммы и фотографии) должны быть пригодны для непосредственного цинкографического воспроизведения (фото — контрастные, чертежи — черной тушью пером, тени — при помощи точек или штрихов).

11. Объяснительные подписи ко всем рисункам должны быть даны на особом листе в порядке нумерации рисунка. Место рисунка в тексте указывается карандашом на полях рукописи.

12. Первое упоминание в тексте и таблицах названия вида животного приводится по-русски и по-латински, например: водяной ослик (Asellus aquaticus L.). При дальнейших упоминаниях, если данный вид имеет русское название, приводится лишь русское название, в противном случае — первая буква рода и видовое название по-латински, например. A. mellifera или A. m. ligustica (для подвидов).

13. Ссылки на литературу в тексте приводятся так: А. Н. Северцов (1932) или Браун (A. Brown, 1941). При первом упоминании иностранного автора в скобках приводится его фамилия в латинском написании, затем фамилия пишется только по-русски.

14. Список литературы должен содержать лишь цитированные в статье работы русских и иностранных авторов, располагаемых в порядке алфавита (должны быть указаны: фамилия автора, инициалы, название статьи, сокращенное название журнала, том, выпуск, издательство или место издания, год).

15. Русский текст для резюме на иностранном языке (перевод делается в редакции) не должен превышать 700—800 печатных знаков и должен, по возможности снабжаться переводами специальных терминов.

16. Редакция «Зоологического журнала» оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописей.

17. Корректура по причинам, не зависящим от редакции, автору не предоставляется. Поэтому текст присылаемой рукописи является окончательным и должен быть тщательно подготовлен, выверен и исправлен. Вместо корректуры автору высылаются контрольные гранки. Никакие изменения текста гранок (за исключением восстановления пропущенного при наборе текста) не могут быть использованы.

18. Авторам предоставляется 50 оттисков их статей бесплатно.

СОДЕРЖАНИЕ

CONTENTS

Т-00343 Подписано к печати 6.II.1957 г. Тираж 2900 экз. Зак. 3202
Формат бумаги 70×108[1]/16. Бум. л. 5 Печ. л. 13,7 Уч.-изд. л. 14,7

2-я типография Издательства Академии наук СССР. Москва, Шубинский пер., 10